

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Etude de la boucle microbienne au sein du plancton fluvial: excrétion phytoplanctonique et réassimilation bactérienne

François, Cédric

Award date:
2000

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



**FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR**

Faculté des Sciences

**ETUDE DE LA BOUCLE MICROBIENNE AU SEIN DU PLANCTON
FLUVIAL: EXCRETION PHYTOPLANCTONIQUE ET REASSIMILATION
BACTERIENNE**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade de
licencié en Sciences biologiques**

Cédric FRANCOIS

Septembre 2000

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joelle.jonet@fundp.ac.be - <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

Etude de la boucle microbienne au sein du plancton fluvial: Excrétion phytoplanctonique et réassimilation bactérienne

FRANCOIS Cédric

Résumé

Un suivi du phytoplancton et de la production bactérienne a été effectué dans la haute Meuse belge avec pour objectif principal d'étudier l'excrétion de carbone organique par le phytoplancton et son utilisation par les bactéries hétérotrophes.

Nous avons appliqué et adapté une technique de mesure développée en milieu lacustre. Cette technique est basée sur une incubation au bicarbonate- ^{14}C de plusieurs heures, suivie par des filtrations différentielles, couplée à une incubation à la thymidine tritiée. Nos résultats confirment l'existence d'un étroit couplage entre la production primaire planctonique et la production bactérienne dans la haute-Meuse belge. Un résultat complémentaire est la mise en évidence d'une forte contribution des bactéries "fixées" à la production totale des bactéries hétérotrophes. De plus, nous avons pu déterminer une corrélation fortement significative entre le flux de carbone organique excrété par le phytoplancton et la production primaire totale. Nous avons pu ainsi établir que le taux journalier excrétion représente en moyenne 4.6 % de la production primaire brute journalière et démontrer que le carbone dissous excrété par les algues n'est pas la source majeure de carbone dissous d'origine phytoplanctonique. Il est donc probable que la lyse des cellules algales, et peut-être le "sloppy feeding", soient les sources majeures de ce carbone phytoplanctonique assimilé par les bactéries.

Summary

A study of phytoplankton and bacterial production was carried out in the upper part of the R. Meuse, aiming to quantify organic carbon excretion by phytoplankton and its utilisation by heterotrophic bacteria.

We have applied and adapted a technique developed in lakes, which is based on an incubation of a water sample with ^{14}C -bicarbonate for several hours, followed by size fractionation and coupled with a ^3H -thymidine incubation. Our results confirm that planktonic primary production and bacterial production are tightly coupled in the studied stretch of the R. Meuse. Another observation is the large contribution of attached bacteria (i.e. associated to seston) to total production of heterotrophic bacteria. Moreover, we have obtained a strong correlation between gross daily primary production and excretion rate of the algae, which allowed to determine that the excretion rate of DOC by algal cells represents on average 4.6 % of their gross production rate. Calculations on previous results have shown that DOC excretion is not the primary source of phytoplankton carbon to bacteria. Therefore, it is likely that algal lysis, and perhaps sloppy feeding, are the major sources of algal DOC taken up by bacteria.

Mémoire de licence en Sciences biologiques

Septembre 2000

Promoteur: J.-P. DESCY

Je tiens à exprimer mes remerciements au Professeur J.-C. Micha qui m'a ouvert les portes du laboratoire d'Ecologie

Je remercie également le professeur J.-P. Descy qui m'a proposé ce travail a su m'aider à le mener à bien.

J'adresse toute ma sympathie au personnel de l'Unité d'écologie, en particulier à Clint, Laurent, François et Bruno.

Merci du fond du coeur à Cédric, Charlotte, Geoffroy, Iñigo et Sofia, pour les nombreux moments de comlicité passés ensemble.

Pour terminer, je tiens à remercier mes parents et toute ma famille, pour leur soutien sans lequel je n'aurais pas pu réaliser mes études.

SOMMAIRE

I.SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	1
1 Introduction: le cycle du carbone	1
1.1 Les formes de carbone	2
1.2 Utilisation du carbone	3
2. Reconsidération des voies de circulation de la matière : Le concept de boucle microbienne	
2.1 En milieu marin	9
2.2 En milieu lacustre	12
2.3 Dans les grandes rivières	14
3. Excrétion phytoplanctonique et réassimilation bactérienne	20
3.1 Le phytoplancton	20
3.2 Les bactéries	25
3.3 Conclusions	28
II. MATERIEL ET METHODES	31
1. Le milieu étudié : la Meuse	31
2. Suivi de base	33
2.1. Analyses physico-chimiques	35
2.2. Etude des communautés planctoniques	36
3. Activités biologiques	40
3.1. Production primaire	40
3.2. Mesure de l'excrétion carbonée du phytoplancton et de la réassimilation bactérienne par filtration différentielle	43
4. Méthodes statistiques	50
II. RESULTATS ET DISCUSSION	51
1. Paramètres physico-chimiques	51
1.1. Débit et température	51
1.2. Lumière dans la colonne d'eau	52
1.3. Oxygène dissous	53
1.4. pH et alcalinité	53
1.5. Nutriments	53
1.6. Carbone organique dissous	54
2. Evolution de la biomasse phytoplanctonique	56
2.1. Composition taxonomique	56
2.2. Evolution de la biomasse	58
3. Production primaire	60
3.1. Paramètres de la relation photosynthèse – lumière	60
3.2. Production et croissance phytoplanctoniques	61
3.3. Production des différentes classes de taille	61
4. Excrétion et réassimilation	63
4.1. Fiabilité des résultats	63
4.2. Rappel	63

4.3. Production primaire totale	63
4.4. Carbone organique excrété	64
4.5. Pourcentage d'excrétion	66
4.6. Production bactérienne	67
4.7. Corrélations	67
4.8. Relation COE –PPT	72
IV CONCLUSIONS GENERALES	73
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	75
LEXIQUE	83
ANNEXES	

I. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1.Introduction: le cycle du carbone

Le carbone est un composant essentiel de la biosphère et, dans la nature, il subit un cycle continu au centre duquel se trouve le CO_2 . Le CO_2 dissous dans l'eau est réduit en une multitude de composés organiques par les organismes photo- ou chimiosynthétiques. Il est ensuite restitué, plus ou moins rapidement selon la complexité des composés, lors de la dégradation de la matière organique (Wetzel 1983, Pourriot & Meybeck 1995, Lampert & Sommer 1997).

1.1. Les formes de carbone

1.1.1. Le carbone inorganique

Dans l'eau, le CO_2 provient des échanges avec l'atmosphère, de la respiration de la biocénose et de la dissolution des roches carbonatées. Il existe également en solution aqueuse sous différentes formes provenant de la formation d'acide carbonique par hydratation du CO_2 . Ces formes sont en concentrations variables dans les milieux aquatiques naturels et déterminent dans une large mesure les conditions physico-chimiques de l'eau.

Les différentes formes de carbone inorganique présentes dans les eaux de surface résultent à la fois de processus physiques (échanges avec l'atmosphère, dissolution, précipitation) et de processus biologiques (production primaire, respiration). Le CO_2 , très soluble dans l'eau, s'hydrate pour former de l'acide carbonique qui peut se dissocier en ions bicarbonates et carbonates selon le pH (figure 1).

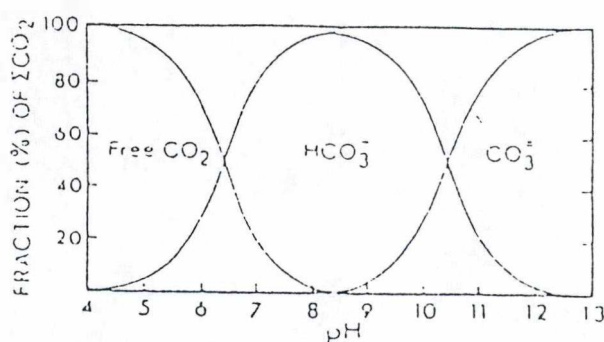


Figure 1. Relation entre le pH et les proportions relatives des formes de carbone inorganique

1.1.2. Le carbone organique (dissous et particulaire)

Le pool de carbone organique particulaire (COP) et dissous (COD) est constitué de composés variés. La matière organique autochtone particulaire comprend les organismes vivants, bactéries, animaux et végétaux mais aussi leurs formes à différents stades de décomposition. Le stock en matière organique dissoute est alimenté par les produits intermédiaires de la décomposition microbienne et par les composés excrétés par les organismes (figure2). L'excrétion de matière organique par le phytoplancton varie selon l'environnement et la physiologie des organismes dans une gamme de 1 à 50 % du carbone total fixé par la photosynthèse (Wood *et al.* 1992). Une grande variété de produits extracellulaires de faible et haut poids moléculaires ont été observé, par exemple du glycolate, des acides aminés, des peptides, des monosaccharides et divers carbohydrates (Sundh, 1989 et 1992).

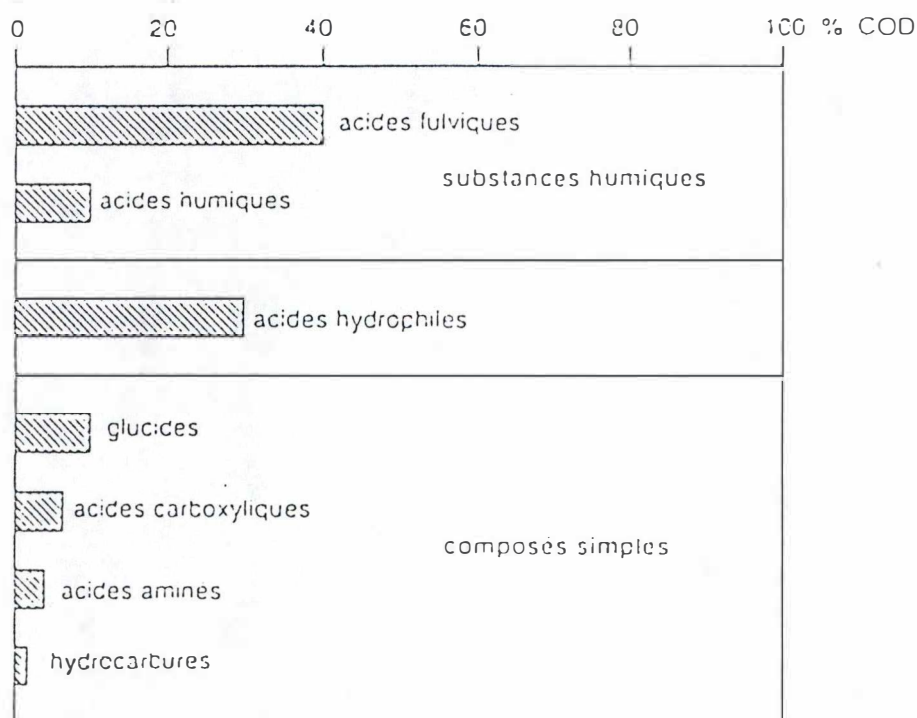


Figure 2. composition de la matière organique dissoute d'une rivière contenant 5 mg de COD (d'après Thurman 1985 dans Pourriot 1995)

Les écosystèmes peuvent également recevoir de la matière organique allochtone, c'est-à-dire de la matière provenant de l'extérieur du système: feuilles mortes, rejets d'égouts, ...

1.2. Utilisation du carbone

La biosynthèse des constituants cellulaires nécessite un double apport d'énergie et de carbone: les phototrophes utilisent la lumière comme source d'énergie tandis que les chimiotrophes (ou chémotrophes) dépendent d'une source d'énergie chimique; les autotrophes sont capables d'utiliser le CO₂ comme source de carbone alors que les hétérotrophes ont besoin d'une source de carbone organique. En combinant ces critères, on obtient quatre catégories nutritionnelles (photoautotrophes, photohétérotrophes, chimioautotrophes et chimiohétérotrophes). Les végétaux, algues et macrophytes (photoautotrophes), les animaux et les champignons (chimiohétérotrophes) ont des métabolismes spécialisés tandis que les bactéries sont capables d'utiliser divers types d'énergie et de nutriments et par conséquent d'intervenir à tous les niveaux dans le fonctionnement des écosystèmes.

1.2.1. Utilisation du carbone inorganique et synthèse de carbone organique

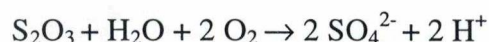
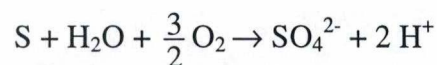
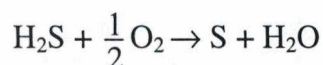
1.2.1.1. Fixation autotrophe

La source d'énergie la plus importante pour le règne vivant est la lumière du soleil. La photosynthèse des végétaux et des cyanobactéries est le processus majeur de synthèse de matière organique. De nouvelles molécules organiques sont produites à partir de molécules de CO₂ grâce à la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique. L'hydrogène nécessaire à ce processus provient de l'eau, l'oxygène est un produit secondaire de la réaction et sert d'accepteur d'électrons. Le bilan chimique de la photosynthèse est simple:

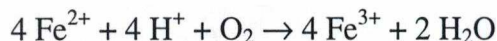


Un ensemble de bactéries chimiolithotrophes utilisent le CO₂ comme source principale de carbone et tirent leur énergie de composés inorganiques. Ces bactéries vivent souvent dans la zone séparant les couches oxiques et anoxiques comme l'interface eau – sédiments et la thermocline des lacs possédant des eaux profondes anoxiques. Exemples:

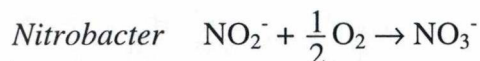
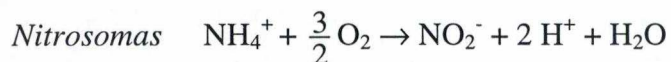
Les bactéries flagellées du genre *Thiobacillus* tirent leur énergie de l'oxydation de composés sulfurés réduits:



Des bactéries oxydent les métaux réduits tels que le fer ou le manganèse:



Dans le cas de la nitrification bactérienne, l'ammonium, est oxydé en nitrites puis en nitrates dans les zones oxygénées:



1.2.1.2. Fixation hétérotrophe

Le CO_2 peut également être incorporé directement par les bactéries hétérotrophes dans les réactions anaplerotiques. Ces réactions réapprovisionnent un réservoir en un de ses métabolites en équilibre dynamique au sein d'une séquence métabolique cyclique. Par exemple, la pyruvate carboxylase produit de l'oxaloacétate qui renfloue le cycle de Krebs quand celui-ci se dégarni au profit des voies anaboliques. Cette fixation est difficile à appréhender et paraît en fait très variable (Garnier & Lavandier (1995) et références incluses).

1.2.2. Devenir de la matière organique des producteurs primaires

En zone pélagique, le zooplancton herbivore est le premier consommateur de particules organiques. Il pourrait consommer 30 à 50 % de la production phytoplanctonique. 40 à 60 % de cette matière organique consommée sont assimilés. Seulement la moitié est transformée en constituants cellulaires tandis que le reste est restitué au milieu sous forme de CO_2 par respiration et représente 6 à 15 % de la production photosynthétique. (Winberg 1971 in Garnier et Lavandier 1995).

Une autre partie des particules organiques sédimentent. Les invertébrés benthiques ingèrent et recyclent alors les agrégats complexes de substances organiques inertes plus ou moins réfractaires sur lesquelles se développent les microorganismes, champignons et bactéries, qui assurent principalement la dégradation de la matière organique. Les taux d'assimilation sont dans l'ensemble très faibles. De plus, une grande partie du matériel assimilé est utilisé pour la respiration.

Plusieurs processus, tels que l'attaque bactérienne, l'excrétion des organismes ou le bris de cellules algales lors de leur consommation par les animaux, entraînent une

solubilisation de la matière organique particulaire en MO dissoute. Celle-ci est utilisée comme principale source de carbone par les bactéries hétérotrophes. On distingue deux types de processus métaboliques:

- Les processus de respiration au cours desquels, suite à l'oxydation exoénergétique des substrats carbonés, la régénération du pouvoir oxydant se fait par transport d'électrons à travers une chaîne de cytochromes vers un oxydant extérieur.
- Les processus de fermentation où la régénération du pouvoir oxydant se fait par une phase de réduction du substrat carboné sans intervention d'un accepteur d'électrons exogène.

Dans les milieux naturels, ce sont les conditions temporelles et locales de l'environnement qui déterminent le ou les métabolismes dominants.

Le fait que la matière organique dissoute d'origine phytoplanctonique est une source potentielle de carbone organique pour les bactéries est connu depuis relativement longtemps (Wiebe & Smith 1977, Larsson & Hagström 1979, Coveney 1982, Lancelot 1984). Ce carbone organique dissous (COD) est une source de carbone de haute qualité pour les bactéries et est rapidement utilisé par celles-ci (Cole *et al.* 1982).

La production primaire phytoplanctonique ne semble pas toujours suffire pour combler les besoins de la communauté hétérotrophe (Scavia & Laird 1987, Feuillade *et al.* 1988) et il est reconnu qu'une part variable du carbone transporté dans les écosystèmes aquatiques provient d'une "production hétérotrophe", alimentée par du COD allochtone ou produit par les excréments. Ainsi, les bactéries hétérotrophes peuvent utiliser MO allochtone ou la MO autochtone non phytoplanctonique: une proportion significative (>10%) de la matière organique est constituée de particules non-vivantes sub-micrométriques qui sont produites durant le grazing des bactéries par les protozoaires (Isao *et al.* 1990), ces petites particules semblent également être une source importante de carbone pour les bactéries; les pelotes fécales et cadavres de zooplancton ou de poissons peuvent aussi être utilisées.

D'autre part, le carbone dissous excrété par le phytoplancton peut être recyclé par les réseaux trophiques aquatiques et par conséquent la photosynthèse algale peut satisfaire une demande qui dépasse considérablement la production primaire (Strayer 1988). C'est d'ailleurs ce recyclage de COD excrété par les algues planctoniques qui est à la base du concept de "boucle microbienne" (voir paragraphe 2)

1.2.3. Carbone allochtone

Le carbone allochtone peut également servir de source importante de matière organique pour les bactéries. Dans les lacs humiques, la biomasse bactérienne n'est pas corrélée à la biomasse phytoplanctonique mais à la couleur de l'eau; le COD allochtone est donc une source importante de carbone pour le bactérioplancton (Hessen 1985, Transvik 1989, Sundh & Bell 1992).

Dans tous les milieux où les apports de matière organique allochtone sont conséquents, l'apport de la boucle microbienne aux niveaux trophiques supérieurs est potentiellement important.

Remarquons que des bactéries allochtones peuvent également être introduite dans le cours d'eau, celles-ci sont généralement plus grosses et par conséquent elles sont ingérée préférentiellement par les consommateurs (Menon *et al.* 1996).

1.2.4. Biodégradabilité du COD (autochtone et allochtone)

Une fraction du stock en matière organique dissoute (MOD) comprenant la plupart du COD libéré par le phytoplancton est hautement assimilable par les bactéries hétérotrophes (Coveney 1982, Chróst 1983, Jensen 1983, Feuillade *et al.* 1988), cette fraction est estimée à 14 – 15% de la MOD (Søndergaard & Middelboe 1995) (figure 3); une fraction plus lentement dégradable est utilisée après hydrolyse exoenzymatique en petits substrats pouvant pénétrer les cellules bactériennes par l'intermédiaire de perméases spécifiques. La fraction biodégradable totale représente 51-60% (avec une moyenne de 55%) du COD. Une partie des composés excrétés (Coveney & Wetzel 1989) et beaucoup de substances allochtones (Søndergaard & Schierup 1982, Cole *et al.* 1984) sont réfractaires à la dégradation bactérienne et participent peu au cycle du carbone (figure 4).

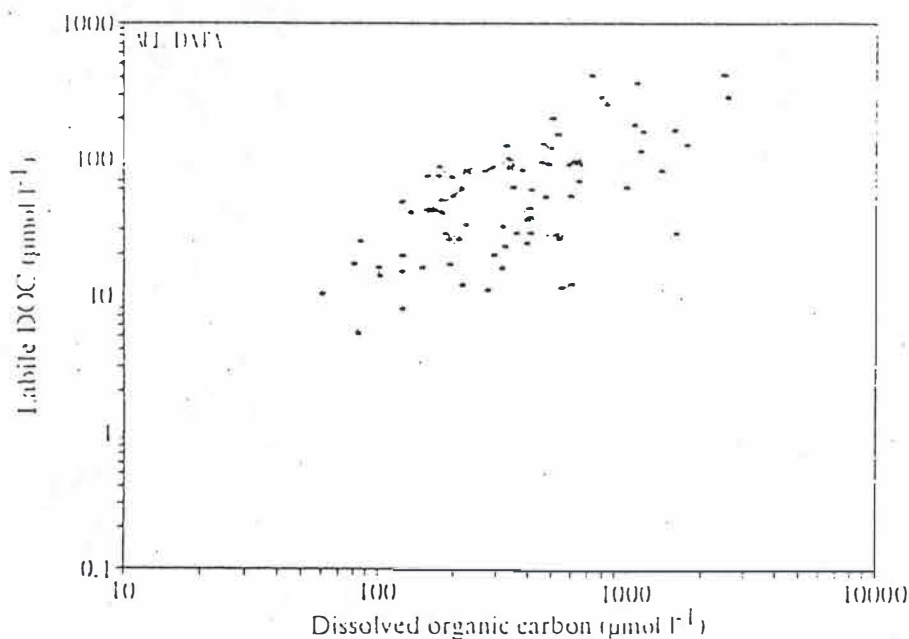


Figure 3. Fraction biodégradable du COD par rapport au COD total (compilation de données provenant de rivières, lacs et mers) (d'après Søndergaard & Middelboe 1995)

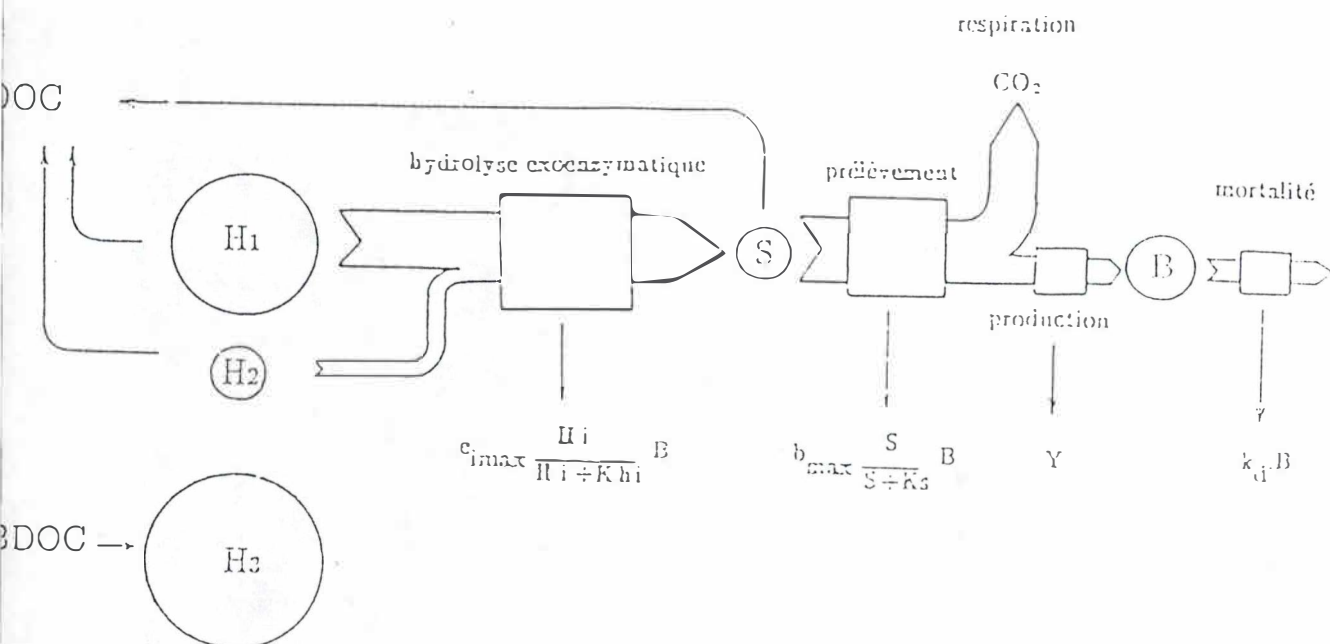


Figure 4. Modèle HSB (d'après Servais & Billen 1989)

- BDOC: COD biodégradable
- NBD: COD non biodégradable
- S: substrats monomériques assimilables
- B: biomasse bactérienne
- H1: polymères biodégradables
- H2: polymères semi-biodégradables
- H3: polymères réfractaires
- e: vitesse d'hydrolyse
- b: vitesse d'assimilation de S
- K_{hi} et K_s : constantes de demi-saturation
- Y: rendement de croissance
- K_d : constante de mortalité

Même si le grazing est un processus important de la régulation de l'abondance bactérienne (Pace & Cole 1996), les populations bactériennes sont principalement contrôlées par les quantités de ressources disponibles (Billen *et al.* 1990) et donc par la qualité du COD présent.

1.2.5. Variations dans le temps du cycle du carbone

Le cycle du carbone fait intervenir des phases de production, de stockage, de transformation et de minéralisation de la matière organique dont les cinétiques diffèrent selon la nature des compartiments impliqués et les conditions du milieu.

Dans les milieux où les apports allochtones sont faibles, la matière organique provient essentiellement des producteurs primaires (périphyton, phytoplancton, macrophytes). En zone pélagique, suite au développement printanier du phytoplancton,

on observe une activité bactérienne reposant sur la production extracellulaire algale dominée par de petits hydrates de carbone. Plus tard dans l'année, l'activité des bactéries se base sur un stock plus diversifié de matières organiques parfois complexes. Celui-ci résulte de l'activité photosynthétique et de la lyse cellulaire algale mais également de l'excrétion zooplanctonique et du bris des cellules algales lors de l'ingestion par le zooplancton ("sloppy feeding") (Garnier & Benest 1990).

La dynamique de la matière organique peut devenir plus complexe et le couplage phytoplancton – bactéries peut être perturbé suite à des apports importants de matière organique allochtone biodégradable. C'est ce qui se passe par exemple dans le lac de Pareloup (France) suite à l'augmentation des effluents domestiques en période estivale (Lavandier 1990).

Des variations des flux et des stocks de matière organique peuvent également apparaître à l'échelle de la journée à cause de la non-synchronisation des activités autotrophes et hétérotrophes: la photosynthèse provoque une domination des processus de synthèse de matière organique le jour tandis que l'activité des animaux (zooplancton par exemple) plus importante la nuit favorise la dégradation de la matière organique (Garnier et Lavandier 1995).

La relation P/R permet de définir l'état d'autotrophie ou d'hétérotrophie d'un écosystème. Si le métabolisme de l'écosystème est dominé par l'activité photosynthétique (et donc la production de MO autochtones), le système est considéré comme autotrophe ($P/R > 1$). Par contre, si les processus hétérotrophes (biodégradation et respiration) dominent le métabolisme du système, il est considéré comme hétérotrophe ($P/R < 1$); la principale source de MO est alors allochtone.

2. Reconsidération des voies de circulation de la matière : Le concept de boucle microbienne

Pendant de nombreuses années, le concept de chaîne trophique pélagique linéaire a prédominé. Dans ce concept simple, le zooplancton herbivore occupe un rôle central car il consomme une part majeure de la production phytoplanctonique et sert de ressource alimentaire principale pour les poissons pélagiques. Le bactérioplancton était considéré comme un facteur de faible importance dans les réseaux trophiques pélagiques (Steele 1974) assurant simplement le recyclage des nutriments. Des preuves du contraire ont commencé à s'accumuler quand on s'aperçut qu'une part importante de la biomasse des hétérotrophes était constituée par les bactéries et qu'elles avaient une surface réactive plus importante que le reste de la communauté planctonique (Williams 1981). Leur production dans divers environnements aquatiques est estimée à plus ou moins 20 % de la production primaire, soit environ le double de la production du macrozooplancton (Cole *et al.* 1988).

D'autre part, si l'activité bactérienne entraîne un apport de nutriments vers les autotrophes grâce à la minéralisation des MO, on sait aussi que les bactéries ont besoin de certains nutriments inorganiques (en particulier des orthophosphates) et qu'elles entrent ainsi en compétition avec les producteurs primaires (Wetzel 1983).

Dans les années 1980, la perception du réseau trophique planctonique a été profondément modifiée suite à des études menées en milieu marin aussi bien qu'en milieu lacustre. Le concept de boucle microbienne a été introduit par Azam *et al.* en 1983. La contribution relative du grazing direct par le métazooplancton et celle du réseau trophique microbien ont été étudiées dans divers milieux marins et lacustres montrant l'importance quantitative de la boucle microbienne dans ces milieux. Dans les grands cours d'eau, les informations sont plus rares.

2.1. En milieu marin

Avant les années 80, le rôle important des bactéries et autres micro-organismes dans les écosystèmes marins était connu mais leur étude quantitative s'avérait difficile car les méthodes traditionnelles sous-estimaient le nombre de bactéries. Les bactéries étaient considérées comme des reminéralisateurs dont les fonctions sont la conversion de la matière organique en matière inorganique et le recyclage des nutriments pour les producteurs primaires. Seules les ressources étaient prises en compte comme facteur limitant de la production bactérienne et le devenir de celle-ci n'était pas envisagé. Suite au développement de nouvelles techniques pour estimer la biomasse et à des progrès dans l'estimation du taux de production bactérienne, le rôle des bactéries a pu être réestimé de manière critique.

Des études dans différents environnements marins ont montré que l'augmentation de la biomasse bactérienne est en corrélation avec l'augmentation de la productivité primaire et que les cycles de production de matière organique dissoute (MOD) ont des implications évidentes sur la croissance bactérienne (augmentation du taux de croissance des bactéries le jour et diminution la nuit). La sélection naturelle a d'ailleurs favorisé les bactéries capables de se mouvoir dans la colonne d'eau et donc capables de migrer vers les cellules algales; elles migrent jusqu'à une distance de 10 μm des cellules saines sans doute repoussées par des antibiotiques libérés; par contre, elles s'attachent aux cellules moribondes (figure 5) (Azam *et al.* 1983). La boucle microbienne peut par conséquent sembler paradoxale car le phytoplancton stimule les bactéries alors qu'ils sont en compétition pour les nutriments (Bratbak & Thingstad 1985, Bjørnsen 1988).

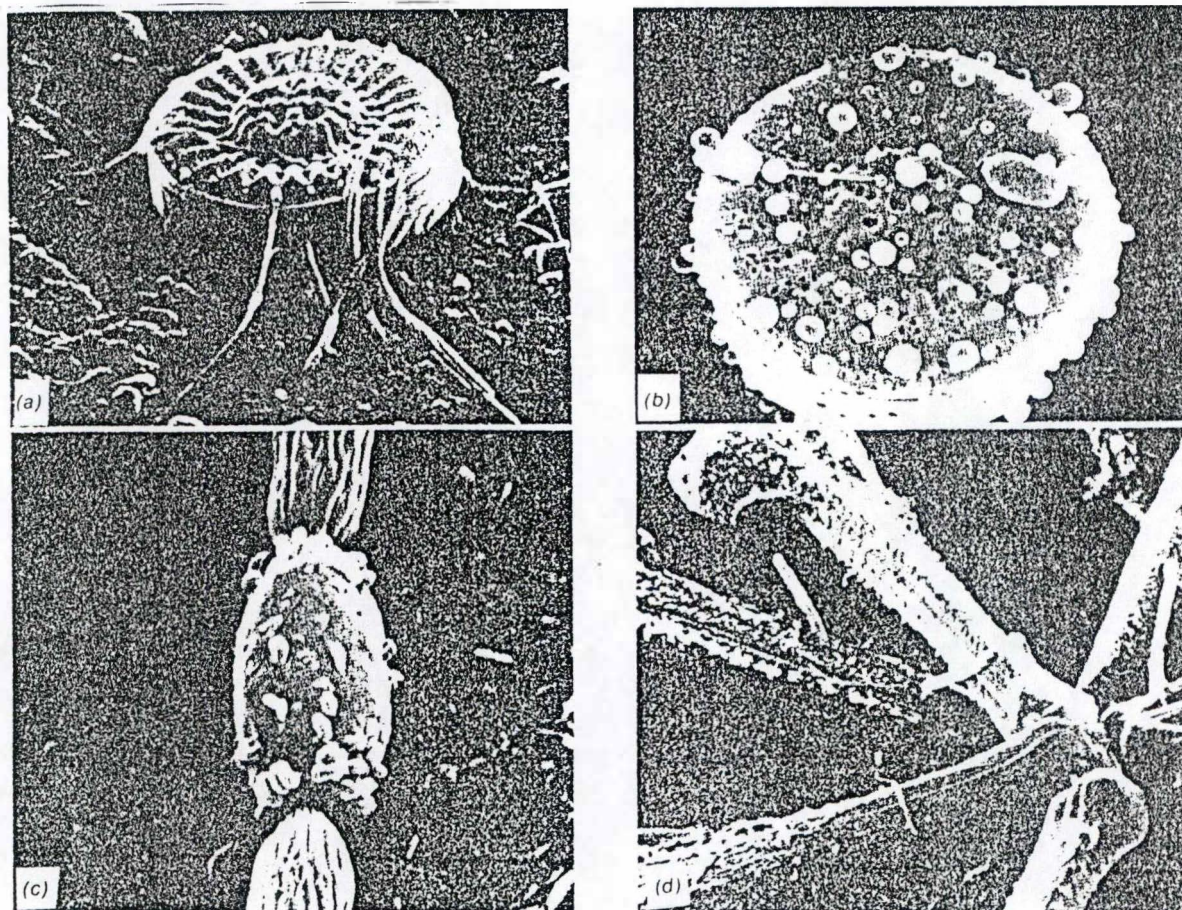


Figure 5. Bactéries sur phytoplancton. (a) bactéries filamenteuses sur la diatomée *Cyclotella*. (b) bactéries coccoïdes sur *Cyclotella*. (c) Bactéries sur l'hétérocyste de l'algue bleue *Aphanizomenon flos-aquae*. (d) "Infection" bactérienne en surface de la diatomée *Asterionella*. (tiré de Horne & Goldman, 1994)

En s'interrogeant sur les facteurs limitants possibles pour les bactéries en milieu marin et donc sur les facteurs stabilisant ce système, Azam *et al.* (1983) se sont aperçu qu'une limitation par le carbone ou d'autres nutriments peut se produire mais que ce phénomène doit être assez rare car des quantités importantes de MOD sont produites

lors des blooms phytoplanctoniques et les bactéries sont adaptées à l'ingestion des nutriments à concentration faible en raison de leur rapport surface : volume élevé.

La limitation de leur biomasse est en fait due à la présence de microflagellés bactériophages dans la mer (aussi appelés HNF pour "heterotrophic nanoflagellates"). Ces organismes atteignent des concentrations de 10^2 à 10^5 /ml (Caron 1983), ils ont des tailles allant de 3 à 10 μm et ingèrent des particules de 0,3 à 1 μm de diamètre. Les biomasses des bactéries et celle des microflagellés présentent des oscillations typiques des relations proie – prédateur (figure 6). Les flagellés ont donc un rôle de régulation potentiellement important dans cette compétition en limitant la croissance bactérienne et en relachant des nutriments aux alentours des algues (Sherr *et al.* 1988).

L'utilisation de la MOD d'origine phytoplanctonique comme source d'énergie par les bactéries et l'ingestion des bactéries par les flagellés qui seront eux-même ingérés par le zooplancton permet la récupération de l'énergie libérée par le phytoplancton (MOD) par la chaîne alimentaire principale. C'est le concept de boucle microbienne, qui met en évidence le rôle du "réseau trophique microbien" en milieu aquatique.

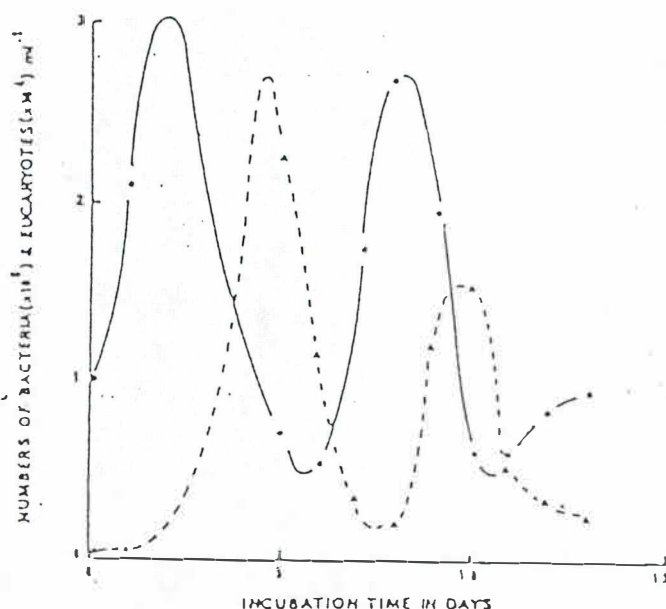


Figure 6. Oscillations de la densité des bactéries et des petits organismes eucaryotes (dominés par les petits flagellés) de l'eau de mer naturelle (d'après Azam *et al.* 1983).

2.1.1. Discussion

La boucle microbienne est le résultat de plusieurs interactions écologiques :

- commensalisme: les bactéries profitent des molécules excrétées par le phytoplancton sans que le phytoplancton n'en soit affecté.
- compétition entre les bactéries et le phytoplancton pour les nutriments.
- prédation des protozoaires sur les bactéries, du zooplancton sur les protozoaires, ...

Les bactéries jouent un double rôle: elles sont non seulement des minéralisateurs mais aussi des producteurs de biomasse disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs (Azam *et al.* 1983).

Dans la colonne d'eau, les bactéries peuvent être consommées par tous les microflagellés hétérotrophes et les ciliés, eux-mêmes consommés par le zooplancton ou bien directement par le zooplancton, en particulier les cladocères. Si la boucle microbienne constitue une augmentation du nombre de liens trophiques avec une augmentation des pertes par respiration, elle permet une restitution du COD qu'on croyait perdu (Sherr *et al.* 1987).

2.2. En milieu lacustre

De même qu'en milieu marin, les bactéries sont les principaux décomposeurs de matière organique dans les lacs. Cole *et al.* (1988) ont récolté et comparé les données de 70 études menées en milieu marin et en milieu lacustre, ils ont conclu qu'il existe les mêmes relations hautement significatives entre production bactérienne et production primaire (figure 7) et que la production bactérienne représente une grande partie de la production secondaire. La production de biomasse bactérienne pourrait donc être un lien entre les détritiques, la MOD et les niveaux trophiques supérieurs. Il existe des différences de composition et d'abondance des micro-organismes planctoniques dans les milieux lacustre et marin mais les abondances relatives des bactéries et des protozoaires nanoflagellés sont similaires. De plus, le grazing par le zooplancton a des effets significatifs sur les abondances de flagellés et de bactéries.

Dans certains lacs, les nanoflagellés hétérotrophes (HNF) ne sont pas capables de contrôler la production bactérienne, indiquant que d'autres facteurs que le grazing par les HNF doivent jouer un rôle important dans la mortalité bactérienne. (Wietltschnig *et al.* 1999). Si les protozoaires flagellés hétérotrophes sont généralement considérés comme les prédateurs majeurs des bactéries dans les écosystèmes aquatiques (Güde 1988), les protozoaires flagellés mixotrophes (Porter 1988) et les protozoaires ciliés (Carrias *et al.* 1996) peuvent intervenir de façon significative dans la prédation du

bactérioplancton. En eau douce, le zooplancton métazoaire et plus spécialement les cladocères (Jürgens 1994) et les rotifères (Ooms-Wilms 1997) peuvent dans certains milieux et à certaines époques de l'année, présenter un impact de prédation important sur les communautés bactériennes (Riemann 1985). La composition du zooplancton et le patron de prédation résultant est le facteur décisif de la structure de la communauté de protozoaires et donc du contrôle des bactéries (Jürgens *et al.* 1999).

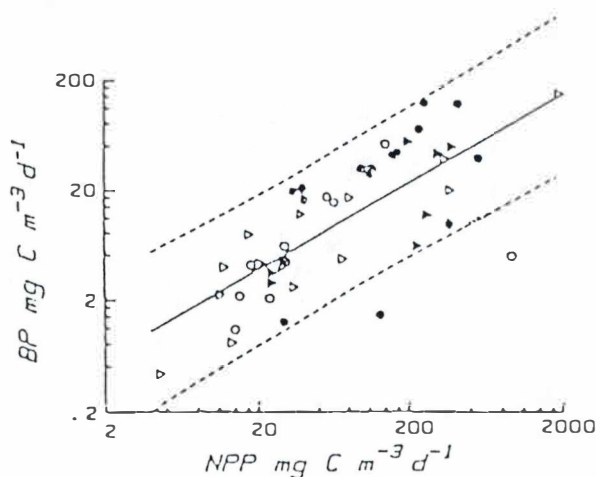


Figure 7. Relation entre la production bactérienne et la production primaire nette (les marques noires représentent les lacs et les blanches les systèmes marins) (d'après Cole *et al.* 1988)

Pour Wylie & Currie (1991), le rôle principal de la boucle microbienne en milieu lacustre est la reminéralisation rapide des nutriments organiques avec un peu de carbone transmis aux niveaux trophiques supérieurs. Leurs données suggèrent que quand les copépodes dominent une communauté de crustacés, les bactéries et le picoplancton contribuent de façon insignifiante à la consommation de C pour les crustacés. Par contre, quand les cladocères, qui sont capables d'ingérer directement les bactéries, dominent, l'importance de ces liens trophiques augmente: 16-21% du C des crustacés provient du picoplancton et des bactéries. Ils rejoignent l'avis de Ducklow *et al.* (1986) qui pensent que les bactéries sont un "puits" ("sink") pour le carbone en mer à cause de leur respiration élevée. Donc, suivant ces auteurs, la biomasse bactérienne n'est une source de carbone significative pour les niveaux trophiques supérieurs que quand elle est importante et que les crustacés bactérivores sont présents. Ceci illustre bien la nécessité de décrire en détail la structure trophique pour appréhender les transferts de C dans un écosystème aquatique.

Si la boucle microbienne augmente la productivité des systèmes aquatiques pélagiques, l'importance quantitative et fonctionnelle de ce réseau trophique microbien

varie grandement selon le niveau trophique des milieux, les saisons, la profondeur et la structure des peuplements (Amblard *et al.* 1995).

En milieu oligotrophe, la boucle microbienne constituerait un élément de stabilité pour l'écosystème (Stone 1990). Le phytoplancton, par son excrétion plus importante qu'en milieu eutrophe, stimule la compétition bactérienne en réduisant encore ses propres ressources éléments nutritifs (Bratbak & Thingstad 1985). Un tel système serait instable sans les protozoaires qui contribuent au recyclage de la matière organique et des nutriments par leur broutage (Stone 1990). L'augmentation du nombre de niveaux trophiques limite l'efficacité du transfert de carbone et l'accroissement de la biomasse (Pomeroy & Wiebe 1988). Les milieux oligotrophes sont donc hautement minéralisateurs. La boucle microbienne y est importante pour le recyclage.

On considère généralement qu'en milieu eutrophe, la chaîne trophique linéaire domine. La forte biomasse phytoplanctonique permet le développement important du macrozooplancton. Le transfert de MO vers les niveaux trophiques supérieurs est donc plus direct. De plus, la consommation directe des bactéries par le zooplancton (Riemann 1985) et la réduction du nombre de liens trophiques en résultant augmente l'efficacité et favorise la récupération de C perdu. La boucle microbienne n'a pas un rôle stabilisateur mais permet un transfert de MO plus efficace. Les milieux eutrophes sont des lieux de biosynthèse intense.

2.3. Dans les “grandes” rivières

Seulement quelques études ont essayé d'établir une compréhension des flux de carbone dans les grands cours d'eau européens (Descy *et al.* 1987, Descy & Gosselain 1994, Servais *et al.* sous presse). Par contre, les études sur la boucle microbienne et sa régulation sont plus avancées dans les estuaires (Coffin & Sharp 1987, Dolan & Gallegos 1991, Vaqué *et al.* 1992).

2.3.1. Originalités du milieu fluvial

Dans les grands cours d'eau eutrophes européens, le phytoplancton peut être abondant malgré la turbidité importante de la colonne d'eau. La plus grande partie de la croissance du phytoplancton se déroule dans les sections les moins profondes et mieux éclairées du cours d'eau (Descy *et al.* 1994).

A cause du faible temps de séjour des masses d'eau, les crustacés du zooplancton n'ont que peu de temps pour se développer et par conséquent le zooplancton est fortement dominé par des métazoaires de petite taille (les rotifères). Dans la Meuse, les rotifères dominent toute l'année mais les crustacés peuvent représenter une biomasse importante pendant l'été (Viroux 2000).

Plusieurs grandes rivières présentent un déclin estival du phytoplancton (Billen *et al.* 1994) qui ne peut pas être expliqué sans considérer les effets des facteurs de perte (mortalité, sédimentation, grazing). Le broutage par le zooplancton peut être très important pour autant que les conditions du milieu permettent le développement de celui-ci (Gosselain *et al.* 1998). Le zooplancton fluvial, dominé par des rotifères à stratégie alimentaire "généraliste" ou même nettement bactérivore, est donc susceptible de jouer un rôle central dans le contrôle de la boucle microbienne.

2.3.2. Importance de la boucle microbienne

2.3.2.1. Cas particulier : les estuaires

Les estuaires sont une zone de transition entre les rivières et les milieux marins. Beaucoup plus d'études concernant la boucle microbienne ont été menées sur les estuaires que sur les rivières. Dans une certaine mesure, des données acquises dans les estuaires peuvent être extrapolées aux grands cours d'eau étant donné les similitudes entre ces deux milieux (la production autotrophe des estuaires est limitée par une forte turbidité, les apports importants de MO allochtone, les bassins versant draine de grandes zones continentales). Par contre, les temps de séjours des masses d'eau sont augmentés dans la zone des estuaires influencée par les marées.

L'ingestion des bactéries par les flagellés hétérotrophes, ciliés, et les rotifères est la plupart du temps suffisante pour satisfaire les besoins en carbone estimés de ces consommateurs. Les bactéries sont donc potentiellement une ressource significative de carbone dans les estuaires (Vaqué *et al.* 1992). En fonction de la structure du réseau trophique, les bactéries peuvent être soit un lien supportant la production des métazoaires soit un "sink" où la production bactérienne est respirée par les microorganismes (Pace *et al.* 1990).

Le phytoplancton est un producteur important de substrats pour le bactérioplancton, mais la production bactérienne peut être supérieure à 100% (de 0 à 357%) de la production phytoplanctonique, suggérant d'autres sources de substrats que la production phytoplanctonique directe. Considérant les taux relativement élevés de production bactérienne dans l'estuaire du Delaware, soit le grazing des ciliés est fortement inhibé, soit les ciliés ne sont pas des consommateurs actifs dans les échantillons. Les microflagellés sont par contre capables de brouter presque toute la production bactérienne et leur biomasse est plus variable que celle des bactéries conformément aux prédictions du modèle proie – prédateur. L'abondance bactérienne et le taux de production sont donc fonction de la disponibilité en substrats et du grazing par les microflagellés hétérotrophes dans cet estuaire (Coffin & Sharp 1987) (figure 8).

Quand les rotifères sont abondants, un réseau trophique rotifères- microflagellés- bactéries se met en place, dans celui-ci, l'abondance des microflagellés est régulée par la concentration bactérienne et la pression de broutage des rotifères. Les rotifères, en broutant les microflagellés hétérotrophes, peuvent provoquer une augmentation de la concentration du bactérioplancton en diminuant la pression de grazing sur les bactéries (Dolan & Gallegos 1991) (figure 9).

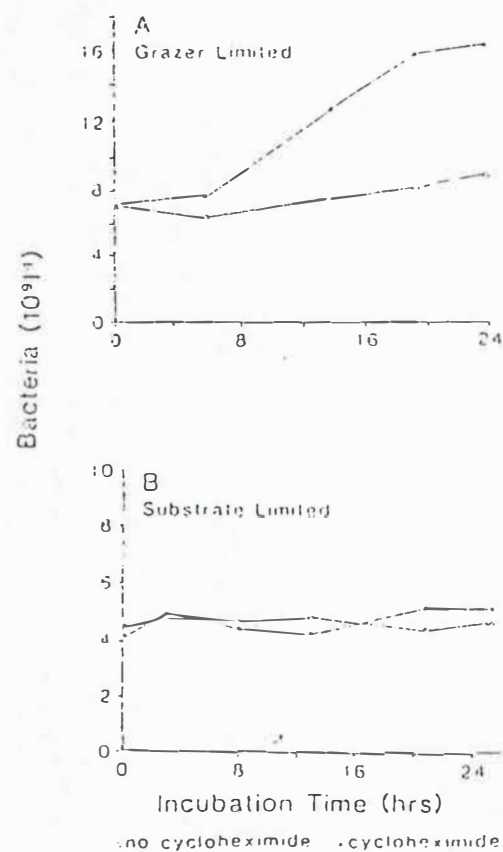


Figure 8. Expériences d'incubation de populations bactériennes limitées par leurs prédateurs (A) et par les ressources (B) (d'après Coffin & Sharp 1987).
La cycloheximide inhibe les prédateurs des bactéries

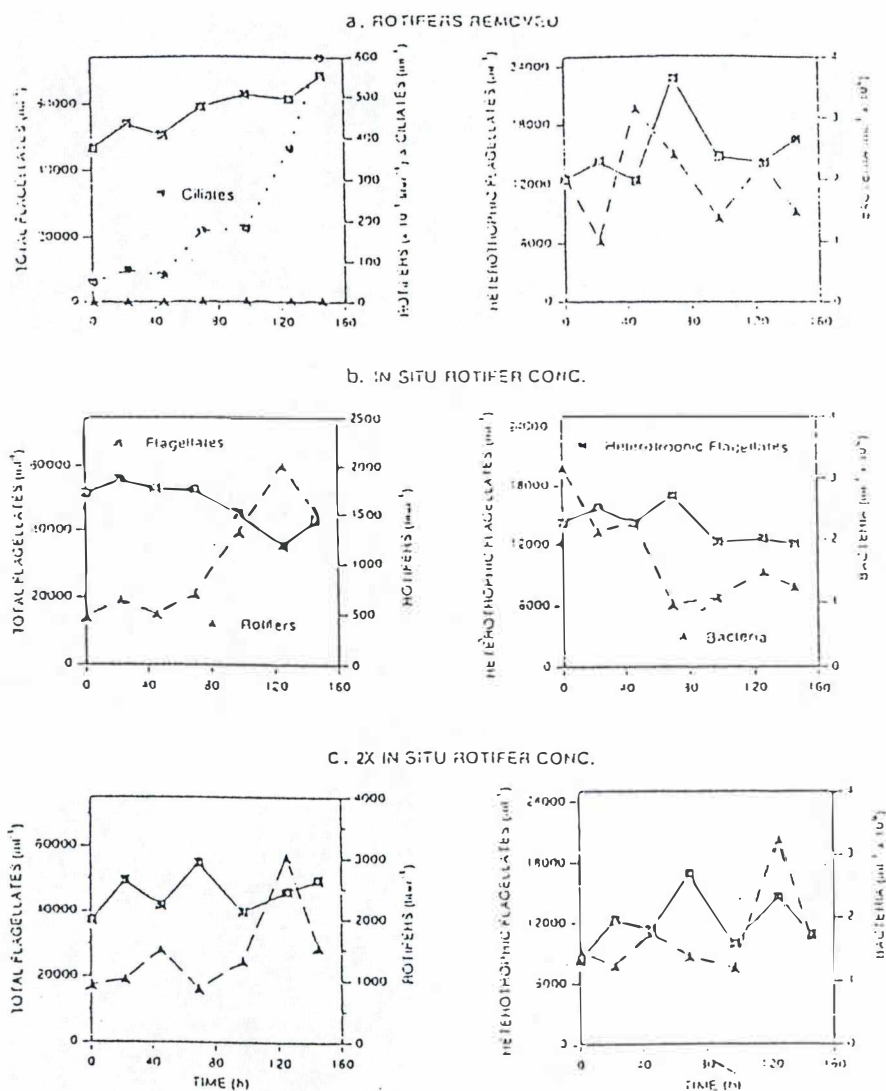


Figure 9. Changement dans les populations de ciliés, de microflagellés total, rotifères, microflagellés hétérotrophes et bactéries dans de l'eau sans rotifères (a), avec les concentrations de rotifères *in situ* (b) et des concentrations en rotifères augmentées (d'après Dolan & Gallegos 1991)

2.3.2.2. Données des rivières

La boucle microbienne pourrait être particulièrement importante pour les flux de carbone et de nutriments dans les rivières à cause des apports fréquents de matière allochtone. Par ailleurs, on observe la plupart du temps un couplage assez étroit entre la production phytoplanctonique et la production bactérienne, qui résulte de l'utilisation par les bactéries hétérotrophes du carbone provenant de la lyse et de l'excrétion des algues (Servais 1989). Malgré un grand apport de matière organique allochtone, l'impact de production autochtone au printemps et en été ne peut donc pas être négligée (Servais & Garnier 1993).

Il existe de grandes et nombreuses communautés de protistes dans les grandes rivières européennes. Ceux-ci sont présumés responsable du contrôle bactérien dans les cours d'eau par analogie avec leur rôle de bactérivores majeurs en milieu marin (Coffin et Sharp 1987), lacustre (Sanders *et al.* 1989), ainsi que dans les estuaires (Vacqué *et al.* 1992). De plus, les pics de biomasse des protozoaires et des bactéries correspondent d'un point de vue temporel, ce qui renforce cette hypothèse (Servais *et al.* sous presse) (figure 10).

Les protozoaires ont des régimes alimentaires variés, passant des bactéries aux microalgues, sans oublier ceux qui sont prédateurs d'autres protistes ou de micrométazoaires. Ceci est illustré notamment par les travaux de Lair *et al.* (1998) sur la Loire. Le spectre alimentaire des ciliés oligotriches s'étend des diatomées aux algues non siliceuses et aux bactéries. Plus algivores que les péritriches, ils partagent un spectre alimentaire analogue aux Trichocercidés. Les corrélations positives entre les Péritriches et les valeurs de DBO₅ et DCO confirment leurs affinités avec la matière organique et les bactéries associées aux détritiques, ce qui n'exclut pas la consommation d'algues par ce groupe, dont la densité est corrélée aux diatomées mais ils consomment préférentiellement les bactéries. Les Chlorococcales sont une source importante de nourriture pour les Brachionidés (famille de rotifères). Les corrélations entre les Chlorophytes et les Trichocercidés indiquent les mêmes affinités. Les corrélations positives entre Asplanchnidés et Oligotriches, Brachionidés et Trichocercidés suggèrent des relations proie – prédateurs entre ces composantes. *Asplanchna* est un rotifère très vorace, capable de consommer divers *Brachionus* et *Keratella*. Il est probable que sa prédation s'est exercée préférentiellement sur les rotifères filtreurs amplifiant ainsi leur chute. Ces relations trophiques étroitement intriquées et les résultats obtenus par Lair *et al.* (1998) illustrent le rôle du potamoplancton hétérotrophe dans les transferts d'énergie, en raison de la forte densité que peuvent atteindre ciliés et rotifères.

Le régime alimentaire des rotifères est varié, ils s'alimentent non seulement de phytoplancton mais aussi de divers protozoaires et de bactéries. L'importance de la boucle microbienne dépend de la consommation des hétérotrophes par le zooplancton alors que les autotrophes sont présent en quantité suffisante. Ce qui devrait dépendre de leurs besoins car selon Picard et Lair (soumis), les autotrophes fournissent plus de P que les hétérotrophes alors que les hétérotrophes sont plus riches que les algues en acides gras et en stérols, en minéraux concentrés et en vitamines.

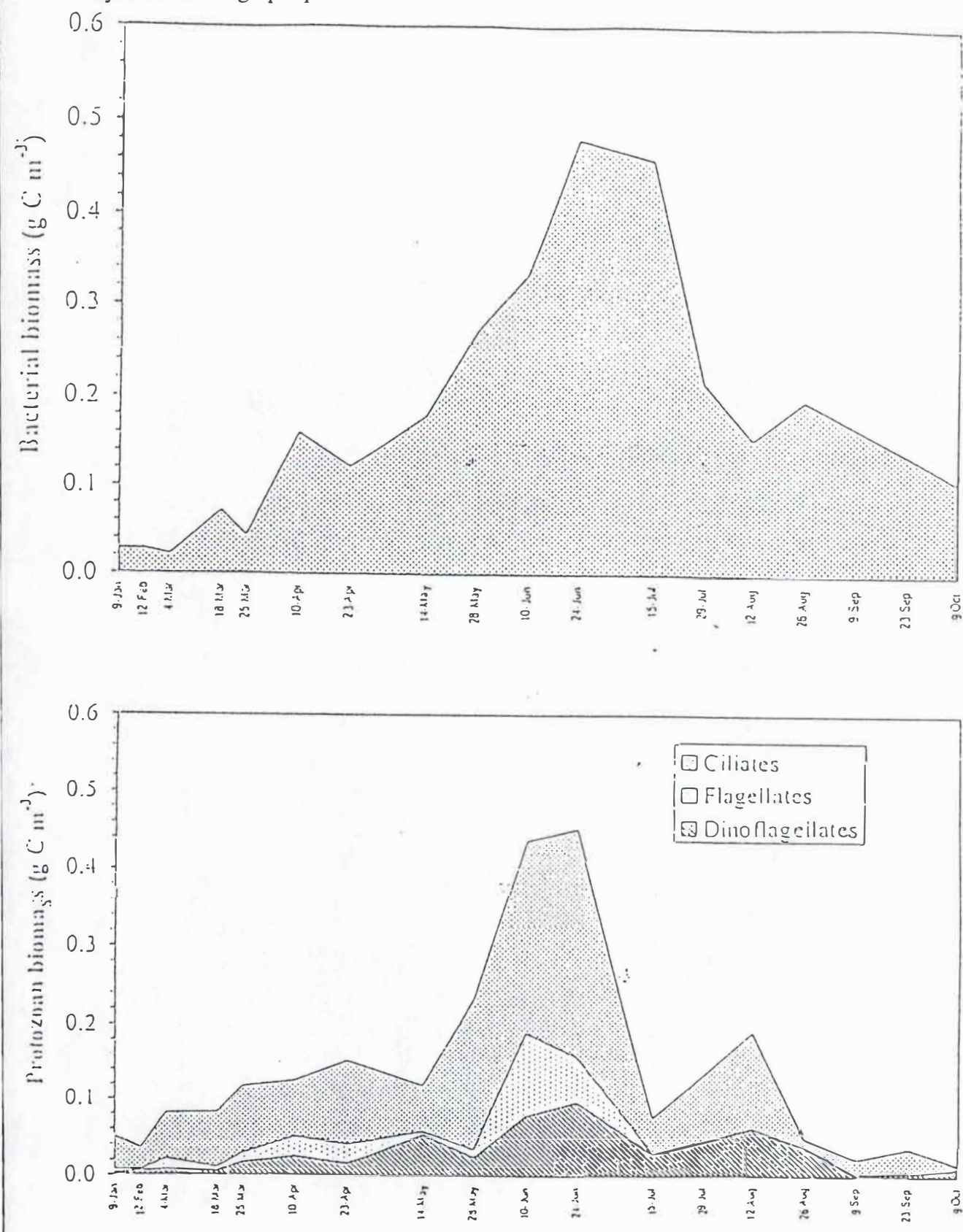


Figure 10. Evolution des biomasses de bactéries et de protozoaires dans la haute Meuse belge en 1996 (d'après Servais *et al.* sous presse).

3. Excrétion phytoplanctonique et réassimilation bactérienne

3.1. Le phytoplancton

3.1.1. Introduction

La biomasse correspond à la quantité de matière vivante. Elle s'estime couramment via comptage au microscope ou par mesure de la concentration en chlorophylle *a*. Dans le plancton, cette dernière est spécifique aux algues et elle est bien corrélée à la biomasse algale.

La biomasse phytoplanctonique présente des fluctuations au cours du temps. Celles-ci sont contrôlées par un équilibre entre un terme de production et des termes de disparition directement liés au métabolisme des cellules algales (respiration, excrétion) ou dépendant des facteurs biotiques (mortalité naturelle, grazing ou parasitisme) ou abiotiques (sédimentation, exportation) de leur environnement.

$$d\text{Phy} / dt = (P - (R + E) - S - G - M - L) \cdot \text{Phy}$$

où Phy = biomasse phytoplanctonique ($\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)

P = Taux de photosynthèse brute (j^{-1})

R = taux de respiration (j^{-1})

E = taux d'excrétion (j^{-1})

S = taux de sédimentation du phytoplancton (j^{-1})

G = taux de grazing sur le phytoplancton (j^{-1})

M = taux de mortalité (j^{-1})

L = exportation (j^{-1})

En principe, le taux de photosynthèse peut largement excéder les termes de disparition et permettre un taux de croissance élevé.

Comme observé par Descy (1987), les facteurs qui régulent la croissance du phytoplancton sont clairement des variables physiques: débit, température et irradiance bien que l'été de faibles abondances indiquent une régulation par des facteurs biotiques (Gosselain *et al.* 1994).

3.1.2. Transformation du COP phytoplanctonique en COD

Depuis que Sharp (1977) a posé la question provocatrice: « excrétion de matière organique par le phytoplancton marin: est-ce que les cellules saines le font ? », la plupart des données accumulées ont soutenu la réponse affirmative: l'excrétion est une fonction normale des cellules saines (Par ex. Mague *et al.* 1982, Fogg 1983, Sell & Overbeck 1992).

3.1.2.1. Perméation passive

Un mécanisme d'excrétion pourrait être une perméation passive à travers la membrane (Bjørnsen 1988):

$$P = J / G_m$$

Où P représente la perméabilité P,

J le flux ($\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}$)

et G_m la différence de concentration à travers la membrane (mol cm^{-3}).

$$P \cong J / C$$

Car la différence de concentration à travers la membrane est dominée par la concentration interne C (mol cm^{-3}).

$$E = J * A$$

E étant le taux de fuite (mol s^{-1}) et A la surface (cm^2).

$$S = C * V$$

S est le pool intracellulaire de composés perméables
et V le volume cellulaire (cm^3)

$$E / S \cong P * A / V$$

Grâce à ces calculs, la perte journalière de matière organique a été estimée à 50% du pool intracellulaire mais elle serait contrée par une réassimilation active.

Certains résultats supportent l'idée de diffusion passive: les molécules excrétées par le phytoplancton sont souvent dominées par une large gamme de composés de faible poids moléculaire qui passeraient plus facilement la membrane (Mague *et al.* 1980, Søndergaard & Schierup 1982). Cependant, si ce phénomène était le seul à intervenir,

l'excrétion serait constante la nuit et serait mieux corrélée à la biomasse algale qu'à la production primaire. Des études ont montré que la corrélation à la production primaire était meilleure privilégiant la thèse de la libération d'énergie en excès: la production bactérienne est bien corrélée à la production primaire mais pas à la biomasse phytoplanctonique (Lignell 1990); la relation entre le PER (percent extracellular release) et la production primaire totale (PPT) n'est pas simple mais en général, le PER est inversement proportionnel à la PPT en eau douce (Baines & Pace 1991). De plus, l'excrétion de molécules de faible poids moléculaire peut correspondre au modèle de diffusion simple mais il y a des grosses molécules qui peuvent être excrétées et même dominer le pool extracellulaire pendant la période productive (Chróst & Faust 1983, Sundh 1989). Malgré tout, un transport médié de ces molécules est toujours possible.

3.1.2.2. Sénescence et Autolyse

Lorsque les cellules vieillissent, leur membrane devient plus poreuse et permet plus facilement le passage des molécules organiques vers l'extérieur de la cellule (Sell & Overbeck 1992).

Les cellules algales peuvent également s'autolyser et provoquer une libération massive de COD, ce qui se passe fréquemment quand les cellules sédimentent.

3.1.2.3. Stress

Stress nutritif

Des observations et des expériences suggèrent une excrétion plus élevée dans des conditions de limitation en nutriments (Fogg 1983, Lancelot 1983). Cependant, une augmentation de l'excrétion est très peu probable dans les grands cours d'eau eutrophes même si une limitation temporaire en silice peut se produire pour les diatomées comme ce fut le cas en Meuse pendant le printemps de l'année 1996 (Gosselain 1998, Everbecq *et al.* sous presse).

Si l'excrétion sert à l'élimination de C en excès durant une limitation en nutriments, elle mène à une situation paradoxale où le phytoplancton stimule activement ses compétiteurs (Azam *et al.* 1983, Bratbak & Thingstad 1985). Dans cette situation d'autres mécanismes possibles de découplage de la photosynthèse semblent moins défavorables au phytoplancton (changement de pigmentation ou photophosphorylation pseudocyclique) (Falkovski 1984).

Stress lumineux

Lorsque les algues sont soumises à un rayonnement lumineux trop important, elles libèrent aussi plus de molécules organiques. En conditions naturelles, le phytoplancton ne reçoit pas seulement des hauts niveaux de PAR (radiation photosynthétique active) mais aussi des fortes doses d'UV. Des altérations de la composition moléculaire de l'excrétion du phytoplancton peuvent se produire suite à un stress provoqué par les UV (Pausz & Herndl 1999) mais Thomas & Lara (1995) n'ont pas trouvé de preuve de diminution de la concentration en COD dans l'eau suite à l'exposition aux radiations. Le couplage entre la production primaire et l'activité bactérienne pourrait également être altéré par la radiation UV.

Suite à un stress lumineux, le phénomène de photorespiration permettrait d'évacuer un excès d'énergie ou de carbone. Lors de ce processus, l'enzyme de la carboxylation du cycle de Calvin, la RuBisCO qui agit généralement comme une carboxylase, se comporte comme une oxygénase et transforme le ribulose biphosphate en phosphoglycolate. Ce dernier est à l'origine de la voie du glycolate au long de laquelle se forment, entre autre le glycolate, la glycine et la sérine. Cette voie de sécurité peut entraîner une excrétion abondante de glycolate, des deux acides aminés ou de CO₂. (Dauta & Feuillade 1995).

Wood & Van Valen 1990 ont émis l'hypothèse que l'excrétion algale ne se produit que dans des conditions de forte intensité lumineuse ou de limitation en nutriments, donc la considère comme un mécanisme alternatif à la photorespiration.

3.1.2.4. Parasitisme

Lyse virale

Des virus et des particules de type virus sont présents dans l'eau et leur abondance est de l'ordre de 10⁶ à 10⁸ par ml (Maranger et Bird 1995). La plupart de ces virus sont supposés bactériophages (Bratbak *et al.* 1990) mais des virus infectant le phytoplancton peuvent être présents en quantité importante et infecter jusqu'à 50 % des cellules algales (Brussaard *et al.* 1996). Ils provoquent ainsi la lyse de cellules algales et la libération de carbone organique disponible pour les bactéries. Ce carbone est relargué massivement, par opposition à l'excrétion qui est lente et relativement constante. Comme ce COD peut être converti efficacement en biomasse bactérienne, ce phénomène provoquerait un "shift" dans la communauté bactérienne en favorisant les bactéries à stratégie r, capables de réagir plus rapidement (Bratbak *et al.* 1998).

Parasitisme par les champignons

Une libération de COD peut également se produire suite au parasitisme des cellules algales par des Chytridiomycètes. Plus de 70% de la communauté phytoplanctonique peut être infectée mais, les patterns saisonniers des algues ne sont apparemment pas modifiés (Wetzel 1983).

3.1.2.5. Sloppy feeding

La production de matière organique dissoute lors des repas du zooplancton ne peut pas être écartée (Lampert 1978, Williams 1981). En effet, le zooplancton, lorsqu'il broute du phytoplancton, entraîne souvent une libération importante de COD car les cellules algales sont brisées et seule une partie du contenu cellulaire est ingérée. Ce phénomène porte le nom de sloppy feeding. Le même phénomène peut se produire lors du broutage par les protozoaires.

3.1.2.6. Sécrétions extracellulaires

Une des caractéristiques apparentes des diatomées est la production d'une sécrétion extracellulaire adhésive principalement constitué de mucopolysaccharides acides qui peuvent être carboxylés et/ou sulfatés à divers degrés. Ce mucus joue un rôle important dans les stratégies écologiques de ces algues (mobilité, adhérence, antidesiccation, absorption de nutriments) (Hoagland *et al.* 1993). Ces substances polymériques extracellulaires peuvent servir de source de matière organique, notamment pour les bactéries (Decho & Lopez 1993).

3.1.2.7. Rôle de la turbulence

Enfin, le mélange turbulent des rivières devrait réduire la couche limite de diffusion des cellules algales et donc favoriser la prise de nutriments et la libération de produits photosynthétiques (Köhler 1997). C'est pourquoi Gosselain (1998) fait remarquer que toute incubation en milieu clos constitue une perturbation en soi puisqu'elle place les organismes planctoniques dans des conditions très différentes de celles qu'elles connaissent dans la rivière.

3.1.3. Variations du taux d'excrétion

Les taux d'excrétion peuvent varier énormément entre les taxons (Hellebust 1965). Les espèces algales dominantes et l'état physiologique de celles-ci semble déterminer la nature des produits excrétés (Lancelot 1984). Les facteurs les plus importants dans les variations saisonnières des lacs sont probablement les successions phytoplanctoniques en terme de biomasse autant qu'en terme de composition taxonomique sans oublier les fluctuations saisonnières de la température de l'eau (Sundh & Bell 1992). Une grande variabilité résiduelle reste cependant inexpiquée.

3.2. Les bactéries

3.2.1. Introduction

La compréhension du rôle des bactéries dans le fonctionnement microbiologique des milieux aquatiques a été largement tributaire du développement de techniques permettant l'évaluation du nombre total et de la biomasse bactérienne. Les développements de la microscopie (microscopie électronique à balayage et en épifluorescence) ont permis le dénombrement direct des populations bactériennes. Ces comptages directs fournissent des résultats nettement supérieurs (1 à 3 ordres de grandeur) à ceux effectués sur boîte de Pétri (figure 11), même si on tient compte des 0 à 80 % de bactéries comptées par microscopie qui peuvent être inactives (Servais 1992). Certaines bactéries sont incapables de croître sur milieu gélosé ou à la température d'incubation alors qu'elles ne sont pas mortes (concept de bactéries viables mais non cultivables Rozsak & Colwell 1987).

La production bactérienne peut être estimée par mesure du taux de synthèse des protéines à partir du taux d'incorporation de leucine tritiée ou bien par mesure de l'accroissement du nombre de bactéries suite à l'incorporation de thymidine tritiée. Ces deux techniques donnent des résultats semblables (figure 12).

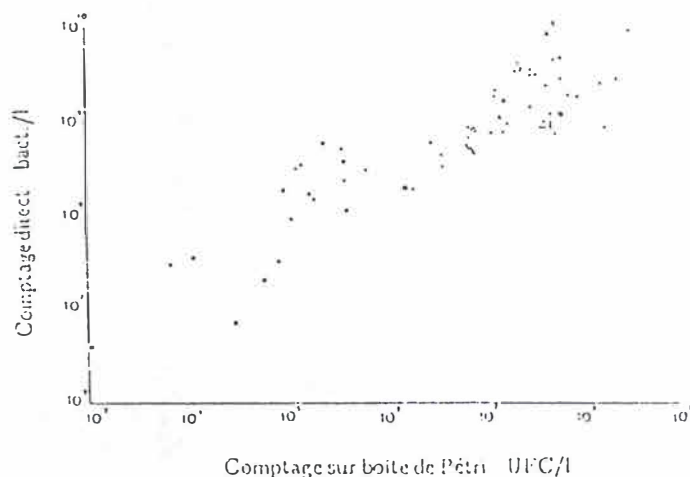


Figure 11. Comparaison entre les comptages microscopiques directs et les comptages sur boîte de Pétri dans divers milieux aquatiques (d'après Servais *et al.* 1995).

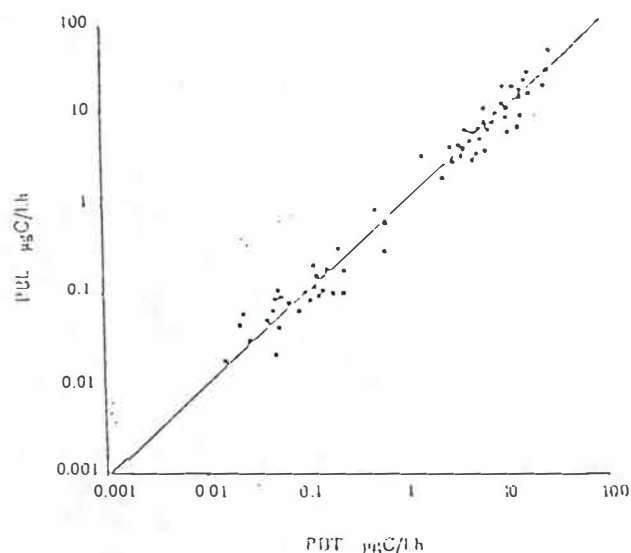


Figure 12. Production bactériennes calculées à partir de l'incorporation de leucine tritiée (PBL) en fonction des productions bactériennes calculées à partir de l'incorporation de thymidine tritiée (PBT) dans des échantillons de lacs et rivières. (Servais *et al.* 1995)

3.2.2. Réassimilation du COD

3.2.2.1. Rôle de la température

La température peut affecter la réassimilation bactérienne de COD: au printemps, la réassimilation est probablement limitée par la faible température de l'eau. (Scavia & Laird 1987).

3.2.2.2. Rôle des radiations

Suite à une exposition à la radiation solaire, le COD peut être photoxydé (Granéli *et al.* 1998). Même si les rayonnements UV peuvent augmenter la quantité de molécules organiques présentes dans l'eau (cfr 3.1.2.3.), le COD peut devenir moins disponible pour les microbes après exposition aux radiations UV en présence de matières humiques dissoutes (Transvik & Kokalj 1998). Du COD labile devient plus réfractaire suite à l'exposition aux UV tandis que du COD réfractaire peut devenir plus labile pour le bactérioplancton (Lindell *et al.* 1995). La diminution de la disponibilité du COD est responsable de son accumulation dans la colonne d'eau.

La MOD soumise aux UV peut inhiber l'activité des bactéries (Anesio *et al.* 1999) probablement suite à la formation de substances toxiques tels que l' H_2O_2 (Scully *et al.* 1996). De plus, les UV peuvent inhiber directement l'activité bactérienne (Pausz & Herndl 1999).

3.2.2.3. Pertes par respiration

Enfin, une grande partie du COD assimilé par les bactéries reste perdu pour les niveaux trophiques supérieurs car le taux de respiration bactérien est assez élevé et est estimé à 50% dans les lacs (Petit 1997) et une valeur moyenne de 70% a été proposée par Barillier & Garnier (1983).

3.3. Conclusion

3.3.1. Résumé de la littérature

Les exsudats phytoplanctoniques sont probablement utilisés comme source de carbone préférentielle par les bactéries (Lancelot 1984). Cependant, dans la plupart des systèmes, plus de la moitié des besoins bactériens en carbone est assurée par des sources autres que l'excrétion phytoplanctonique *sensu stricto*. Les sources de C allochtone et des processus tels que le sloppy feeding, l'excrétion zooplanctonique et la sénescence phytoplanctonique sont nécessaires pour balancer les besoins bactériens. La libération de COD par des communautés de phytoplancton *in situ* est le résultat de plusieurs mécanismes agissant simultanément. Le COD est donc un mélange contenant des composés provenant de mécanismes divers (figure 13).

La conséquence première de l'excrétion dans les écosystèmes planctoniques est l'attraction des bactéries par les cellules algales (Azam *et al.* 1983). Le désavantage que cela produit est compensé grâce aux grazing par les nanoflagellés qui permet le relargage des nutriments incorporés dans les bactéries tout près des algues (Sherr *et al.* 1988). Des exoenzymes bactériennes libèrent les nutriments des composés organiques et les bactéries excrètent des composés (par ex. des vitamines) qui peuvent être vitaux pour la croissance des algues (Haines & Guillard 1974).

L'exsudation algale représente une source importante d'information dans le réseau de communication des communautés planctoniques. Ce lien entre les algues et les bactéries résulte bien évidemment de gains mutuels qui expliquent l'existence d'un tel processus en milieu naturel (Lignell 1990).

Le développement récent de l'écologie microbienne nous permet maintenant d'entrevoir l'extraordinaire diversité des microorganismes aquatiques, l'étendue de leurs conditions de vie (température, oxygène, pression, ...) et leurs abondances jusqu'alors insoupçonnées. Malgré les progrès considérables réalisés au niveau des méthodes, la tâche à accomplir reste immense. Près de 90 % des microorganismes présents dans l'environnement n'ont pas encore été décrits. La banalisation des techniques de séquençage et l'utilisation conjointe d'approches bio-informatiques d'analyse des génomes et d'approches cellulaires devraient, cependant, donner accès à la diversité taxonomique et fonctionnelle des microorganismes.

Les relations entre les microorganismes et le fonctionnement des écosystèmes, et, notamment, la compréhension des mécanismes responsables de leur adaptation aux conditions fluctuantes de l'environnement, constituent un enjeu majeur pour les années à venir.

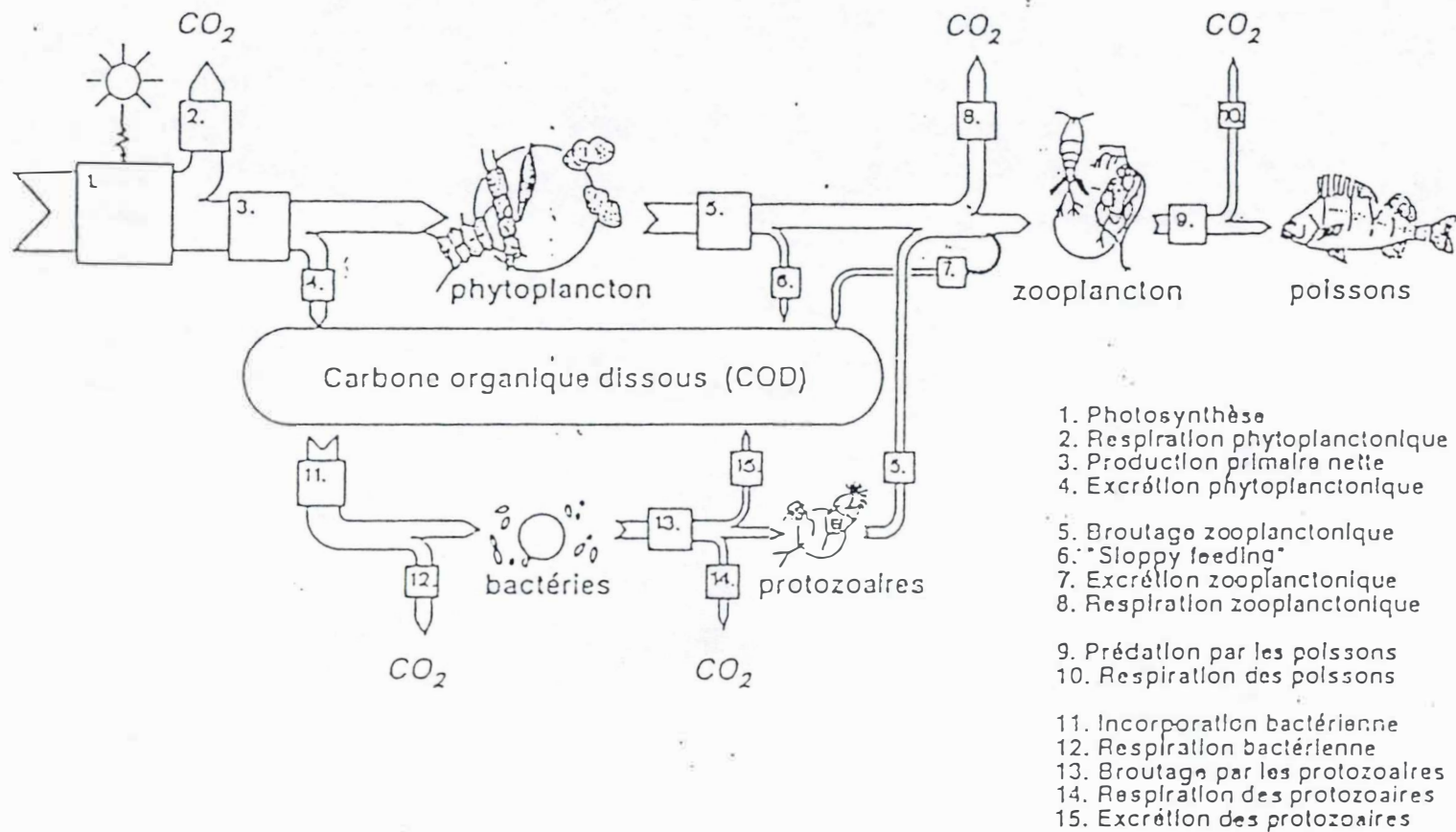


Figure 13. Représentation schématique de la boucle microbienne. (d'après Garnier & Lavandier 1995).

3.3.2. Objectif du mémoire

L'objectif de notre travail est, dans le cadre d'une étude interuniversitaire de la boucle microbienne en milieu fluvial, d'évaluer le rôle de l'excrétion de COD par le phytoplancton, et en particulier son assimilation par les bactéries.

On sait en effet, d'après des études antérieures qu'un couplage étroit entre production bactérienne et production phytoplanctonique peut être observé en milieu fluvial (Servais 1989, Servais *et al.* sous presse). Le COD excrété pourrait expliquer partiellement ce couplage.

Notre mémoire a consisté, tout d'abord, à la mise au point d'une méthode permettant de quantifier le COD excrété par le phytoplancton et sa réassimilation par les bactéries. Ensuite, nous avons réalisé un suivi des biomasses et productions phyto- et bacterioplanctoniques dans la haute Meuse belge au printemps et en été 2000. Au cours de ce suivi, centré sur le "bloom" algal de printemps, nous avons pu mesurer l'excrétion phytoplanctonique. La contribution du COD excrété à la demande en carbone organique bactérienne a pu faire l'objet d'une première évaluation.

II. MATERIEL ET METHODES

1. Le milieu étudié: La Meuse

L'ensemble des études que nous avons réalisées et dont nous présentons les résultats a eu pour cadre la Meuse (figure 14).

La Meuse prend sa source à Pouilly en Bassigny dans l'Est de la France, elle s'écoule sur 885 km à travers la Belgique et les Pays-Bas où elle rejoint le complexe deltaïque du Rhin qui débouche dans la Mer du Nord.

Le fleuve draine un bassin versant d'environ 36000 km² de superficie dont 40 % se trouvent en Belgique; le reste est réparti sur la France, les Pays-Bas, le grand-duché du Luxembourg et l'Allemagne.

Tout le long de son cours belge, la Meuse a été aménagée pour la navigation et présente de nombreux barrages et écluses

Le site d'étude se trouve à Tailfer, quelques kilomètres en amont de Namur et à 521 km de la source du fleuve. Les mesures physico-chimiques ont été réalisées depuis la jetée séparant l'écluse du cours principal tandis que les prélèvements d'eau ont été faits depuis le barrage, en amont de celui-ci et à proximité de la surface, au moyen d'une bouteille de type Van Dorn. Cette bouteille possède un corps cylindrique transparent de 3 litres pourvu d'un mécanisme d'occlusion hermétique déclenché à distance par l'envoi d'un message. Le transport vers le laboratoire s'est fait à l'aide de jerrycans de 10 litres. L'eau brute nécessaire aux analyses en laboratoire est prélevée des jerrycans après homogénéisation.

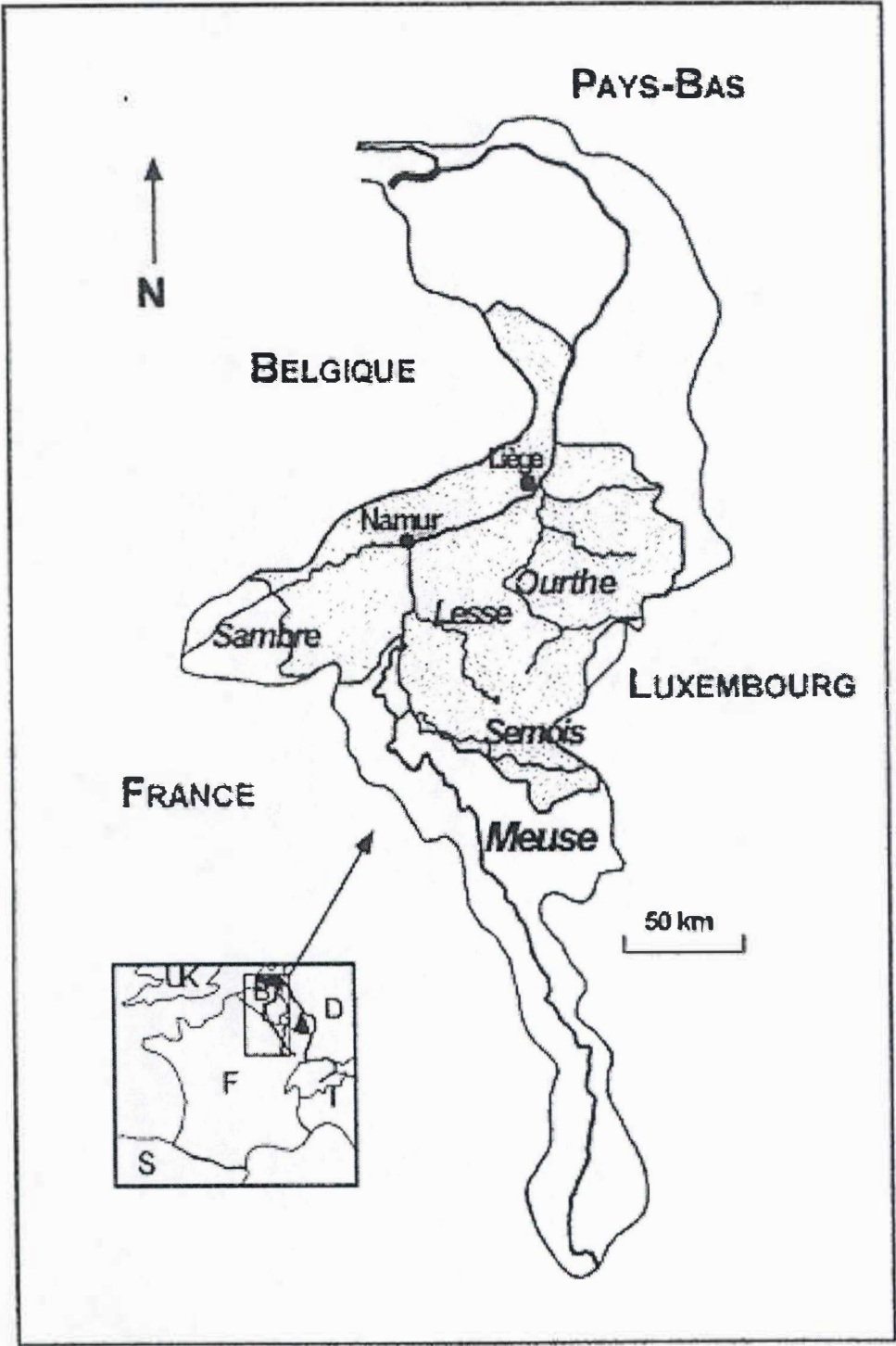


Figure 14. Carte du bassin de la Meuse. Les principaux affluents sont indiqués en italique.

2. Suivi de base

2.1. Analyses physico-chimiques

2.1.1. Température

La température de l'eau a été mesurée sur le terrain à l'aide d'une sonde de température incorporée à un pH-mètre WTW 323-A ou à un oxymètre YSI model 58 avec une précision de plus ou moins 0,1°C.

Des mesures quotidiennes de température à Tailfer nous ont été transmises par la Compagnie Intercommunale Bruxelloise des Eaux (CIBE).

2.1.2. pH

Les mesures de pH sont effectuées sur le terrain au moyen d'un pH-mètre WTW 323-A dont la précision atteint 0,01 unité de pH.

2.1.3. Oxygène dissous

Un oxymètre YSI model 58 a été utilisé (quand il était disponible) pour mesurer l'oxygène dissous sur le terrain; sa précision est de 0,1 mg/l

2.1.4. Transparence de l'eau

La transparence de l'eau est mesurée sur le terrain à l'aide d'un dispositif qui comprend deux quantamètres connectées à un data logger, l'un sert de référence en surface (senseur LI-COR 190 SB) et l'autre est immergé à différentes profondeurs (senseur sphérique LI-COR SPQA 2021) permettant ainsi de calculer l'intensité relative (I_z) par rapport à l'intensité de surface (I_0). Le coefficient d'extinction est ensuite obtenu par régression du logarithme népérien de l'intensité relative en fonction de la profondeur.

Des problèmes techniques avec le data logger nous ont empêché de déterminer le coefficient d'extinction à chaque campagne, par conséquent, sa valeur a été estimée à partir de la Chl *a*, mesurée en HPLC, selon la formule suivante (voir Gosselain 1998):

$$k = 0,7 + 0,5 \text{ Chl } a$$

Cette formule ne tient pas compte des matières en suspension et par conséquent, les valeurs de *k* calculées peuvent être légèrement sous-estimées suite à des périodes pluvieuses.

2.1.5. Alcalinité

L'alcalinité de l'eau est mesurée au laboratoire par titration de 50ml d'eau filtrée par de l'HCl 0,02 N, en présence d'un indicateur virant à pH 4. On mesure donc l'alcalinité totale (c'est-à-dire essentiellement les ions HCO_3^- et CO_3^{2-}).

2.1.6. Nutriments

La Meuse a des eaux alcalines, riches en nutriments. Une certaine variation de leur concentration peut se produire sur un cycle annuel en raison de la variabilité de l'apport par le bassin versant (N et Si) et par les eaux usées (principalement P), et de la consommation par les producteurs primaires. Toutefois, la concentration en nutriments n'atteint généralement pas un seuil en dessous duquel la croissance algale serait limitée (Descy *et al.* 1987).

Tous les dosages de nutriments ont été effectués sur de l'eau filtrée sur GF/C.

2.1.6.1. Silice

La silice « réactive » présente dans les eaux naturelles concerne les formes dissoutes (monomères ou polymères d'acide orthosilicique H_4SiO_4).

A pH acide, les ions siliciques forment un complexe jaune avec les ions molybdates; ceux-ci sont ensuite réduits par du chlorure d'étain en un complexe bleu afin d'augmenter la sensibilité. L'absorbance peut être lue au spectrophotomètre à 815 nm.

2.1.6.2. Azote

L'azote inorganique dissous dans l'eau se retrouve sous la forme d'ammoniaque, de nitrites et de nitrates.

Ammoniaque

L'ammoniaque réagit avec les ions hypochlorites, issus de l'hydrolyse alcaline du dichloroisocyanurate et avec le salicylate de sodium en présence du nitroprussiate de sodium, qui agit comme catalyseur, pour former un composé coloré. La coloration est bleue mais apparaît verte, interférence due à la couleur jaune du réactif. L'absorbance est mesurée à 655 nm.

Nitrites

La diazotation de l'acide sulfanilique et la présence de l' α -naphtylamine donne un complexe rouge dont l'absorbance se lit à 520 nm.

Nitrates

Les nitrates sont convertis en nitrites à l'aide de cadmium, puis l'échantillon réduit est dosé par la méthode à l' α -naphtylamine, ce qui donne la somme $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$

2.1.6.3. Orthophosphates (SRP)

Les orthophosphates (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-) constituent les principaux représentants du phosphore inorganique dissous (Soluble Reactive Phosphate).

En milieu acide et en présence de molybdate d'ammonium, les orthophosphates donnent un complexe phosphomolybdique qui, réduit par l'acide ascorbique, développe une coloration bleue dont l'absorbance est mesurée à 882 nm.

2.1.7. Carbone organique dissous

Le carbone organique (COD) et sa fraction biodégradable (CODB) sont mesurés à l'ULB. Pour ce faire, à chaque campagne, deux tubes en verre, préalablement passés au four à 500°C, ont été remplis avec 40 ml d'eau filtrée sur GF/C auxquels nous avons ajouté 2 ml d'eau filtrée sur un filtre Millipore en polycarbonate de 2 μm de porosité, laissant passer les bactéries. Dans un des tubes, les bactéries sont inactivées directement par ajout de 100 μl d' H_3PO_4 0,1 N tandis que dans l'autre, on laisse les bactéries dégrader le carbone pendant au moins un mois.

2.2. Etude des communautés planctoniques

2.2.1. Suivi et estimation de la biomasse algale

L'estimation de la biomasse phytoplanctonique présente dans le milieu se fait par le biais de la quantification de la chlorophylle *a*. Pour la Meuse, la biomasse algale peut être exprimée en unité carbone en multipliant les valeurs de Chl *a* par 37 (Descy & Gosselain 1994).

Deux protocoles ont été utilisés pour mesurer la concentration en pigments chlorophylliens:

2.2.1.1. Dosage de la chlorophylle *a* en spectrophotométrie

Un volume connu de l'échantillon est filtré sur un filtre GF/C retenant et le filtre est placé dans un tube à essai. L'extraction des pigments chlorophylliens se fait pendant deux minutes à une température de 65 à 70 °C au moyen d'un solvant composé de cinq volumes d'acétone 90 % pour un volume de méthanol (Péchar, 1987); une bille de métal est placée sur l'ouverture du tube pour limiter les pertes de solvant par évaporation tout en permettant l'ébullition. Après refroidissement, trois millilitres de l'extrait sont transférés dans une cuvette en verre et l'absorbance est mesurée à 665 nm.

La lecture de l'absorbance après acidification (100 µl d'HCl 0.1N pour 3 ml d'extrait) permet de supprimer l'erreur due à la présence éventuelle de pigments chlorophylliens dégradés (Lorenzen 1967). En effet, la chlorophylle *a* est rapidement transformée en phéopigments par acidification, ce qui entraîne une diminution d'absorbance; cette transformation ne se produit pas pour les pigments déjà dégradés. La différence d'absorbance avant et après acidification permet donc de déterminer la teneur en Chl *a* active.

La concentration en Chl *a* est donnée par les équations de Lorenzen (1967) adaptées par Marker *et al.* (1980):

$$\text{Chl } a \text{ (}\mu\text{g/l)} = (\text{Db}-\text{Da}) \times 27 \times \frac{v}{V \times l}$$

Où Da est la densité optique après acidification,

Db la densité optique avant acidification,

v le volume de solvant (en ml),

V le volume d'eau filtré (en l)

et l la longueur du trajet optique de la cellule en cm.

L'avantage de cette méthode est sa rapidité, ce qui permet un suivi de l'évolution de la biomasse algale "en temps réel".

2.2.1.2. Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes en HPLC

Cette méthode permet un dosage de tous les pigments et est plus précise que la précédente mais elle demande plus de temps.

Des filtres en Nylon de 10 μm et 28 μm de vide de maille ont été utilisés pour constituer trois fractions phytoplanctoniques: les fractions totale, inférieure à 28 μm et inférieure à 10 μm . Des volumes connus de chaque fraction sont filtrés sur des filtres GF/C. Ces filtres sont placés dans des fioles à scintillation en verre d'une contenance de 20 ml et conservés au congélateur jusqu'à l'extraction.

Remarquons que la filtration de grand volumes sur les filtres en Nylon peut provoquer un colmatage des filtres et par conséquent, une sous-estimation des fractions inférieure à 28 μm et à 10 μm .

Après décongélation, les filtres sont recouverts de 10 ml d'acétone 90 %. Les fioles sont alors placées, à l'abri de la lumière, dans un bain à ultrasons de marque Branson (modèle 2210), dans un mélange de glace et d'eau, et soniquées pendant 15 minutes. Elles reposent ensuite 24 heures au réfrigérateur et sont soniquées dans les mêmes conditions. L'extrait obtenu est filtré sur des cartouches filtrantes de type Millex-GV₁₃ de 0,22 μm de porosité et placé dans une fiole en verre sombre de 3 ml. Les échantillons sont conservés au congélateur (-25 °C) jusqu'à l'analyse.

Le matériel HPLC utilisé se compose d'un Waters Multisolvant Delivery System, d'un injecteur automatique Waters et de deux détecteurs: un détecteur à barrettes de diodes (PDA) Waters 996 et un fluorimètre Waters 470 (réglé pour la détection optimale des chlorophylles et dérivés). La séparation des pigments est obtenue par un gradient ternaire de 30 minutes, dérivé de Wright *et al.* (1991). La gestion de cet appareillage a été assurée par Bruno Leporcq.

La conversion des concentrations des pigments spécifiques en valeurs de biomasse comparables d'une classe d'algues à une autre a été effectuée par Jean-Pierre Descy au moyen du programme CHEMTAX (Mackey *et al.* 1996). Ce programme permet d'évaluer la biomasse des principales catégories de phytoplancton dans la Meuse (Diatomées, Chlorophycées, Cryptophytes et Cyanobactéries) et ce dans trois classes de taille différentes: la fraction nanoplanctonique comprise entre 0 et 10 μm , la fraction comprise entre 10 et 28 μm et la fraction de calibre supérieur à 28 μm , supposée non consommable. Les résultats sont exprimés en "équivalents chlorophylle *a*", CHEMTAX calculant la contribution de chaque classe d'algues à la biomasse phytoplanctonique.

CHEMTAX est un outil puissant, qui permet de tenir compte de pigments marqueurs partagés entre plusieurs classes, ainsi que des variations éventuelles des

rapports pigmentaires, qui sont susceptibles d'être influencés par des facteurs environnementaux tels que le climat lumineux, les conditions de croissance des algues et les concentrations en nutriments, en particulier en azote inorganique (Mackey *et al.* 1998, Descy *et al.*, sous presse).

Dans le cas de la Meuse, le problème est relativement simple ; Il suffit en effet de décrire les variations de biomasse de quatre catégories phytoplanctoniques: les diatomées, les Chlorophycées, les Cryptophytes et les Cyanobactéries. Les pigments marqueurs utilisés dans nos traitements sont:

- Pour les diatomées, la fucoxanthine (et dérivés, comme la cis-fucoxanthine) et la diadinoxanthine (à laquelle est additionnée la diatoxanthine, pigment photoprotecteur dérivé de la diadinoxanthine);
- pour les Chlorophycées, la lutéine et la chlorophylle *b* (la violaxanthine et la néoxanthine, dont l'identification est parfois incertaine, n'ont pas été prises en compte);
- pour les Cryptophytes, l'alloxanthine;
- pour les Cyanobactéries, la zéaxanthine (également présente chez les Chlorophycées mais en proportion moindre

Les autres classes d'algues potentiellement présentes, Dinophycées, Euglénophycées et Chrysophycées, sont rares ou présentes à très faible biomasse dans la Meuse (Descy 1987, Gosselain *et al.* 1994, Gosselain 1998, Viroux 2000).

2.2.2. Récolte, conditionnement et préservation des communautés planctoniques

Rappelons que ce mémoire s'inscrit dans le cadre d'un projet FRFC (Fond de Recherche Fondamentale Collective) visant l'étude des relations trophiques au sein du plancton fluvial et en particulier l'étude de la boucle microbienne. Si nous avons prélevé et conditionné les communautés planctoniques pour les études menées dans le cadre du projet, tous les résultats et leurs interprétations ne rentrent pas dans le cadre de ce mémoire.

Les échantillons d'eau de Meuse recueillis à la bouteille Van Dorn ont été traités comme suit:

- 500 ml d'eau brute sont fixés au moyen de lugol en vue d'examen microscopiques du phytoplancton;

- pour l'étude du microzooplancton, nous avons incubé de l'eau brute une demi-heure avec des billes (FLBs) ou des microsphères fluorescentes (FMPs). L'incubation se termine par une fixation avec de la glutaraldéhyde 25 %. Les examens subséquents sont effectués par le laboratoire du Professeur J.-P. Thomé à l'Ulg (Ecologie Animale et Ecotoxicologie);
- les bactéries sont fixées au formol, dans des piluliers de 20 ml, et examinées en microscopie par le laboratoire du Professeur P. Servais à l'ULB (Service d'Ecologie des Systèmes Aquatiques);
- le métazooplancton est prélevé avec une trappe de Schindler de 10 l, système dont une des parois latérales est munie d'un manchon de 63 μ m de vide de maille dans lequel le contenu se dévide, concentrant le plancton alors même que la trappe est remontée à la surface. Cette trappe est utilisée plusieurs fois, sur toute la largeur du cours d'eau pour concentrer un volume d'eau de 120 l. A quelques reprises, la trappe n'étant pas disponible, l'eau a été prélevée avec un seau et 80 l ont été filtrés sur un filtre de 63 μ m. Le plancton concentré est récupéré dans un faible volume d'eau et fixé au lugol acidifié selon Leakey *et al.* (1994).

De plus, 6l d'eau brute sont concentré par sédimentations successives dans des cylindres de volumes décroissant en vue d'examens microscopiques.

Les résultats des examens du bactérioplancton, microzooplancton et métazooplancton ne sont pas encore disponibles au moment de la rédaction de ce mémoire.

3. Activités biologiques

Les mesures des activités des communautés planctoniques ont commencé quand la biomasse phytoplanctonique a atteint un niveau suffisant, c'est-à-dire plus de 20 $\mu\text{g Chl } a.l^{-1}$. En fait, la stratégie adoptée dans notre étude a été d'effectuer un suivi relativement serré du bloom phytoplanctonique de printemps. Nous avons ainsi mesuré, avec une fréquence d'une fois par semaine entre le 13 avril et le 6 juillet, la production primaire, la mesure de l'excrétion phytoplanctonique et de son assimilation par les bactéries.

3.1. Production primaire

3.1.1. Production phytoplanctonique journalière

La production primaire a été mesurée dans des flacons placés dans des filtres laissant passer des intensités lumineuses différentes. Chaque flacon est rempli avec 50 ml d'eau brute dans lesquels sont ajoutés 5 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ et est incubé pendant une courte durée (1h à 2h30) sous éclairage saturant ($\sim 600 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), à température *in situ* et sur une table agitante. On estime que le substrat marqué est assimilé par les algues au même taux que le substrat non marqué:

$$\frac{{}^{14}\text{C assimilé}}{{}^{14}\text{C total}} = \frac{{}^{12}\text{C assimilé}}{{}^{12}\text{C total}}$$

On en déduit que :

$${}^{12}\text{C assimilé} = \frac{{}^{14}\text{C assimilé}}{{}^{14}\text{C total}} \times {}^{12}\text{C total}$$

Il suffit donc de déterminer la radioactivité des algues après incubation (^{14}C assimilé), l'activité initiale de l'échantillon (^{14}C total) et le C inorganique total (mesure de l'alcalinité).

$$C_{\text{assimilé}} = \frac{A - B}{A_i \times V} \times {}^{12}\text{C} \times 1,06 \times \frac{1}{t}$$

Où A est l'activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm),

B l'activité du filtre correspondant au flacon sombre,

A_i l'activité initiale en dpm ml^{-1} (témoin),

V le volume d'échantillon filtré en ml,

^{12}C le carbone inorganique total (calculé à partir de la mesure du pH, de la température et de l'alcalinité),

1,06 une correction pour la discrimination isotopique

et t le temps d'incubation en h.

Afin de mesurer la radioactivité introduite, trois témoins sont mesurés: on prélève 250 μl de l'eau marquée par témoin que l'on place dans une fiole à scintillation de 20 ml en présence de 250 μl de phényléthylamine.

En fin d'incubation, l'assimilation est stoppée par ajout de 1 ml de formol 2 % pour 50 ml.

Le contenu de chaque bouteille est filtré sur filtres Whatman GF/C. Après rinçage à l'HCl 0,1 N (pour l'élimination des résidus de C inorganique), le filtre est placé dans une fiole à scintillation de 20 ml.

L'activité de chaque filtre ainsi que des témoins est mesurée au compteur à scintillation Beckman LS 6000 SC après ajout de 10 ml de liquide scintillant Lumasafe plus.

La calcul de la production primaire journalière par m^2 est basée sur la relation photosynthèse – lumière caractérisée par les deux paramètres P_{opt} (activité synthétique à saturation par la lumière) et I_k (intensité au seuil de la saturation). Les courbes ont été ajustées aux points expérimentaux au moyen du logiciel Statistica et selon la formule de Vollenweider (1965) simplifiée:

$$P(z, t) = 2 P_{\text{max}} \frac{I(z, t) / (2 \times I_k)}{1 + [I(z, t) / 2 I_k]^2}$$

où $P(z, t)$ est la production algale à la profondeur z et au temps t,

et $I(z, t)$ est la radiation photosynthétiquement active (PAR) à la profondeur z et au temps t, calculée sur base de la radiation incidente et du coefficient vertical d'atténuation de la lumière dans l'eau.

La production brute journalière (PBJ) sur la colonne d'eau a été calculée à partir des variations journalières d'éclairement comme décrit dans Descy *et al.* (1987):

$$PBJ = \int_0^d \int_r^s 2 P_{max} \frac{I(z,t) / 2 I_k}{1 + [I(z,t) / 2 I_k]^2} dt dz$$

où d est la profondeur de la colonne d'eau,

r et s sont les heures de lever et de coucher du soleil.

Les valeurs de l'éclairement sur l'ensemble du spectre lumineux pour chaque demi-heures nous ont été communiquées par l'Institut Royal de Météorologie (IRM). Les valeurs utilisées sont les valeurs de PAR (estimé à 50 % de la radiation totale) moins la partie réfléchiée en surface (on considère qu'elle équivaut à 5 %).

La production nette a été estimée par différence entre la production brute et la respiration algale. Celle-ci a été déterminée à partir de P_{max} selon la relation suivante (Descy *et al.* 1994):

$$r = (0,046 \times P_{max}) + 0,073 \quad (\text{mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1})$$

La respiration journalière sur la colonne d'eau (R) a été obtenue en multipliant r par la concentration en Chl *a*, par la profondeur moyenne du secteur de rivière considéré et par 24h. La profondeur utilisée est la profondeur moyenne estimée du tronçon de rivière, c'est-à-dire 4 m. La croissance algale (μ), exprimée en j^{-1} , a été calculée selon la relation exponentielle:

$$\mu = \ln (1 + PN/B)$$

où PN est la production algale nette, en $\text{g C m}^{-2} \text{j}^{-1}$,

et B la biomasse algale exprimée en g C m^{-2} , calculée à partir de la Chl *a* et de la profondeur moyenne.

3.1.2. Contribution des classes de taille à la production totale

Une incubation parallèle a été réalisée dans un flacon clair sous éclairage saturant ($\sim 600 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), à température in situ et sur une table agitante. Afin de déterminer la production de chaque fraction de taille, 20 à 30 ml de l'eau incubée est passée sur des filtres en Nylon de 28 μm et de 10 μm de vide de maille avant d'être filtré sur GF/C. On peut ainsi estimer la contribution à la production de la fraction nanoplanktonique (de taille $<10 \mu\text{m}$), de la fraction intermédiaire (de taille comprise entre 10 et 28 μm) et de la fraction microplanktonique (de taille $>28 \mu\text{m}$). Rappelons que les biomasses algales sont mesurées sur les mêmes fractions.

3.2. Mesure de l'excrétion carbonée du phytoplancton et de la réassimilation bactérienne par filtration différentielle

L'excrétion de C organique par le phytoplancton et son assimilation par les bactéries hétérotrophes peuvent être estimées par deux types de procédures basées soit sur une inhibition de l'activité bactérienne par ajout d'antibiotiques, soit sur la séparation physique des algues et des bactéries par filtration différentielle.

La première méthode présente deux inconvénients majeurs: les antibiotiques peuvent ne pas inhiber complètement l'activité bactérienne et ils peuvent conduire à une modification de l'assimilation photosynthétique en agissant non seulement sur les bactéries mais aussi sur le phytoplancton. La méthode de filtration différentielle paraît plus facilement contrôlable, c'est pourquoi elle a été utilisée dans cette étude.

La procédure utilisée a fait l'objet d'une mise au point basée sur la méthode décrite par Petit (1997) et comprend les étapes suivantes:

- incubation au $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$;
- traitement des échantillons, filtration différentielle;
- détermination de la part d'activité des bactéries fixées.

Un résumé de ce protocole et un schéma récapitulatif se trouvent respectivement aux pages 47 et 49.

3.2.1. Incubation et erreurs liées à la durée d'incubation

Une incubation de 300 à 360 ml d'eau avec 250 à 300 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ se fait dans un incubateur réglé à la température de l'eau *in situ*, sous un éclairage saturant ($\sim 600 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) et sur une table agitante.

Un suivi des cinétiques d'assimilation de C inorganique et de C excrété a été réalisé afin d'étudier l'effet du temps d'incubation sur les mesures. Si l'incorporation de substrats marqués par le phytoplancton est quasi immédiate, l'excrétion de molécules marquées et *a fortiori* leur réassimilation par les bactéries ne débute significativement qu'après 3 heures quand l'équilibre isotopique entre molécules marquées et non marquées est atteint (figure 15). Par ailleurs, des incubations de trop longue durée présentent des inconvénients dus à l'effet de confinement (Petit 1997). Des incubations de 3 à 5 heures semblent donc être appropriées.

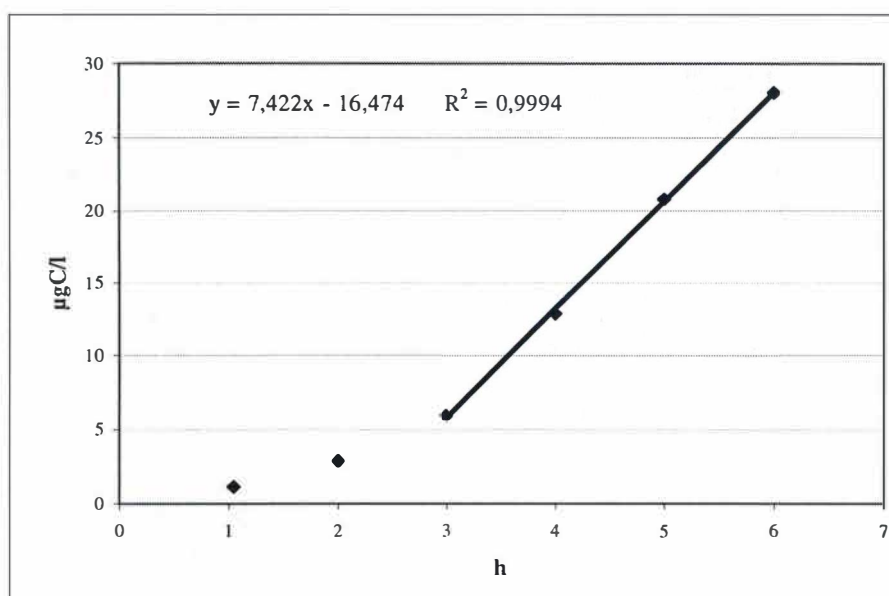


Figure 15. Suivi de la cinétique d'excrétion et de la réassimilation bactérienne.

3.2.2. Filtration différentielle

Des aliquotes de 10 ml sont filtrés sur un filtre Millipore en polycarbonate de 2 µm de porosité; le filtrat est récupéré et directement repassé sur filtre Sartorius en nitrate de cellulose de 0,2 µm. Les deux types de filtres sont placés séparément dans des fioles à scintillation et acidifiés par ajout de 250 µl d'HCl 2 N afin d'éliminer le carbone inorganique. Des aliquotes de 8 ml de filtrat final sont placées dans des fioles en verre de 20 ml, sont acidifiées avec 75 µl d'HCl 2 N (pH < 3) et soumises à un "bullage" d'une heure à l'air comprimé ou à l'azote pour l'élimination du C inorganique. L'usage de fioles en verre, plutôt qu'en polyéthylène, permet d'éviter l'adsorption du ^{14}C sur les parois. Des témoins de 250 µl sont placés dans des fioles à scintillation de 20 ml en présence de 250 µl de phényléthylamine.

Afin éviter l'éclatement des cellules algales et l'extraction de composés organiques intracellulaires entraînant une importante surestimation de la mesure d'excrétion, la dépression utilisée pour la filtration ne doit pas dépasser 50 mm de Hg.

La quantité de carbone assimilé est calculé de la manière suivante:

$$C_{\text{assimilé}} = \frac{A}{A_i \times V} \times {}^{12}\text{C} \times 1,06 \times \frac{1}{t}$$

Où A est l'activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm),

A_i l'activité initiale en dpm ml⁻¹ (témoin),

V le volume d'échantillon filtré en ml,

¹²C le carbone inorganique total (alcalinité),

1,06 le facteur de correction pour la discrimination isotopique

et t le temps d'incubation en h.

3.2.3. Détermination de la part d'activité des bactéries fixées

La séparation des algues et des bactéries par filtration différentielle est incomplète en raison de l'existence de bactéries fixées sur des particules inertes ou sur des cellules algales. L'activité des bactéries retenues sur le filtre "algal" (filtre de porosité 2 µm) doit être prise en compte dans la mesure de l'excrétion phytoplanctonique et surtout de sa réassimilation bactérienne. Une incubation à la thymidine tritiée, spécifique des bactéries hétérotrophes, a donc été effectuée à chaque campagne parallèlement à l'incubation au ¹⁴C afin de déterminer la production des bactéries fixées. Cette mesure permet d'estimer la contribution des bactéries associées au seston >2 µm, en supposant que les bactéries fixées et les bactéries planctoniques libres sont impliquées de manière équivalente dans l'assimilation du C dissous excrété par le phytoplancton.

La méthode de mesure de la production bactérienne à la thymidine tritiée est basée sur le fait que, chez les bactéries, la synthèse de l'ADN est directement proportionnelle au taux de division. Le taux de synthèse de l'ADN est estimé par la mesure du taux d'incorporation de thymidine dans l'ADN. La thymidine est l'un des quatre nucléoside précurseur de l'ADN, mais non de l'ARN, à la différence des autres nucléosides.

10 ml d'eau brute sont incubés avec une concentration saturante de thymidine tritiée d'activité spécifique de 1,78 TBq/mmmole plus ou moins 1 heure à l'obscurité et température in situ. La réaction est stoppée au TCA 15 % froid. Le TCA a pour effet de précipiter les macromolécules sans les hydrolyser. On laisse la réaction se poursuivre quelques minutes au frigo. Un filtre Millipore en polycarbonate de 2 µm de porosité sert à récupérer les bactéries fixées et est rincé au TCA 5 %; le filtrat est récupéré et repassé sur filtre Sartorius en nitrate de cellulose de 0,2 µm qui est également rincé avec du TAC 5 %. Des témoins de 250 µl ont été pris afin de vérifier l'activité de la thymidine.

Le nombre de moles de thymidine incorporées (THY) est obtenu par la formule suivante:

$$\text{THY} = \frac{A}{V \times t} \times 1,068 \times 10^{17}$$

où A est l'activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm),

V est le volume d'eau filtré (10ml),

t le temps d'incubation en h

et $1,068 \times 10^{17}$ l'activité spécifique de la thymidine en dpm/mole.

A défaut des valeurs mesurées, nous avons dû nous contenter de facteurs de conversion pour calculer la production bactérienne et la demande en carbone biodégradable des bactéries avec les risques d'erreur que cela peut engendrer. Ces facteurs ont été déterminés pour la Meuse en amont de Namur au cours des années 1983 – 84 (Servais 1987). On estime que $0,5 \times 10^9$ bactéries sont produites par nanomole de thymidine incorporée et que ces bactéries ont un volume moyen de $0,3 \mu\text{m}^3$. La conversion des valeurs de biovolume en biomasse produite nécessite la connaissance du contenu en carbone par unité de volume cellulaire. La valeur retenue pour celui-ci est $1,2 \times 10^{-13} \text{ gC}/\mu\text{m}^3$. La demande en carbone biodégradable des bactéries (DCB) peut être obtenue en divisant la production bactérienne en $\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (PB) par le rendement de croissance des bactéries (Y) qui vaut 0,3 (Servais, 1987).

$$\text{DCB} = \frac{\text{PB}}{\text{Y}}$$

3.2.4. Mesure au compteur à scintillation

Les comptages au compteur à scintillation ont été effectuées avec du liquide scintillant Lumasafe Plus. Il a été choisi pour les bons résultats obtenus lors de tests comparatifs entre différents scintillants et pour sa grande capacité pour les échantillons aqueux. Les filtres et les témoins ont été recouvert de 10 ml de ce liquide tandis que les 8 ml de filtrats finaux ont été mélangés à 12 ml.

3.2.5. Fiabilité des résultats

Toutes les mesures de production algale, d'excrétion et de réassimilation ont été effectuées en triplicats pour une meilleure fiabilité des résultats. Dans l'intervalle de temps d'incubation (3 à 5h), l'eau a été soumise à la filtration différentielle toutes les heures lors des deux premières campagnes. Par la suite, nous avons augmenté la fréquence des mesures pour obtenir de meilleurs résultats lors du calcul par régression des taux horaires de production algale, d'excrétion et de réassimilation. Les mesures ont donc été effectuées toutes les demi-heures.

3.2.6. Résumé du protocole standard et mode de calcul

<i>Protocole standard</i>	<i>Abréviations</i>
<u>Incubation à température <i>in situ</i></u>	
<u>Filtration différentielle toutes les demi-heures entre 3 et 5 heures d'incubation</u>	
Filtration sur filtre 2 µm	CP1: carbone particulaire algal photoassimilé
	CBf: carbone organique excrété par les algues et assimilé par les bactéries fixées, retenues sur les filtre 2 µm
	CBI: carbone organique excrété, assimilé par les bactéries libres
Filtration du <i>filtrat</i> 2µm sur filtre 0,2 µm	
Bullage du filtrat 0,2 µm pendant 1 heure	COD e: carbone organique excrété, non utilisé par les bactéries
<u>détermination de la part d'activité des bactéries fixées (Pf)</u>	

Théoriquement, la production extracellulaire du phytoplancton (COE = carbone organique excrété) est déterminée en additionnant les valeurs des trois paramètres suivants:

- Le taux d'assimilation de l'excrétion algale par les bactéries hétérotrophes (CB):

$$CB = CBf + CBI$$

où CBf est déterminé à partir de CBI, connaissant Pf, la contribution relative des bactéries fixées dans la production bactérienne totale, calculé à partir des incubations à la thymidine tritiée:

$$CBf = CBI \times \frac{Pf}{100}$$

- La part de l'énergie assimilée qui est utilisée dans le processus de respiration (CBR).

- La part de la matière organique qui n'est pas utilisée par les bactéries hétérotrophes (COD e)

Le taux d'excrétion de carbone organique (COE) correspond donc à la somme:

$$\text{COE} = \text{CB} + \text{CBR} + \text{COD e}$$

La production photosynthétique totale (PPT) est la somme de ce taux d'excrétion avec le carbone particulaire photoassimilé (CPI)

$$\text{PPT} = \text{CPI} + \text{COE}$$

Le taux d'excrétion est souvent exprimé en valeur relative par rapport à la production photosynthétique totale. La valeur obtenue est le pourcentage d'excrétion (PER = percentage of extracellular release):

$$\text{PER} = \frac{\text{COE}}{\text{PPT}} \times 100$$

La respiration bactérienne n'étant pas déterminée expérimentalement, les paramètres mesurés (m) sont, dans un premier temps, exprimés à partir des valeurs mesurées:

Taux d'excrétion de carbone organique mesuré (COEm):

$$\text{COEm} = \text{CB} + \text{COD e}$$

Production photosynthétique totale mesurée (PPTm):

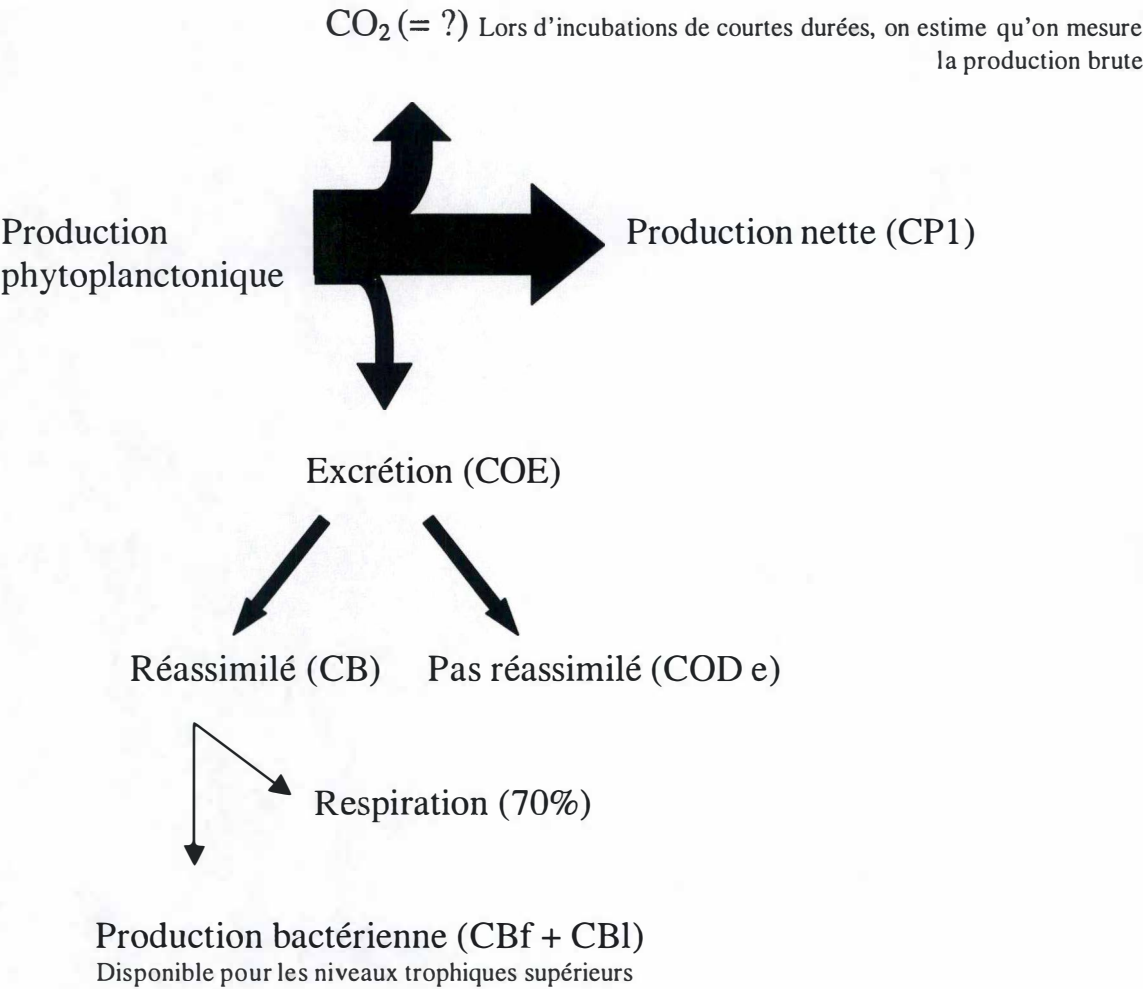
$$\text{PPTm} = \text{CPI} + \text{CB} + \text{COD e}$$

Pourcentage d'excrétion mesurée (PERm):

$$\text{PERm} = \frac{\text{COEm}}{\text{PPTm}} \times 100$$

Dans la littérature, le taux de respiration bactérienne est estimé à 70 % du carbone organique assimilé (voir synthèse bibliographique), ce qui permet d'évaluer les PPT, COE et PER "réels".

Schéma récapitulatif



4. Méthodes statistiques

L'existence de relations entre les différents paramètres mesurés a été testée au seuil de 5 % grâce à un test F pour la régression linéaire. On teste l'hypothèse nulle $\beta=0$ (i.e., l'absence de relation linéaire entre Y et X). Il s'agit de savoir si le rapport entre variance expliquée et variance résiduelle est suffisamment important pour H_0 .

$$\Sigma (Y - \bar{Y})^2 = b \Sigma x^2 + \Sigma (Y - \hat{Y})^2$$

$$\begin{array}{lcl} \text{"variance"} & = & \text{"variance"} + \text{"variance"} \text{ non} \\ \text{totale} & & \text{expliquée par x} \quad \text{expliquée (résiduelle)} \end{array}$$

De façon précise, on effectue le rapport:

$$F = \frac{\text{variance expliquée par la régression}}{\text{variance non expliquée}}$$

$$F = \frac{b^2 / \Sigma x^2}{s^2}$$

$$\text{avec } s^2 = \frac{\Sigma (Y - \hat{Y})^2}{n - 2}$$

Si F est supérieur au F des tables avec pour d.d.l. 1 et n-2, la probabilité critique relative à $H_0 < 0.05$, c'est-à-dire qu'on peut rejeter H_0 et qu'il existe une corrélation entre X et Y. Dans beaucoup de cas, sans préjuger de dépendance ou relations de causes à effet, nous avons limité notre approche au calcul du coefficient de corrélation de Pearson (r) dont nous avons testé la signification à différents seuils ($p = 0,05, 0,01$ et $0,001$).

$$r = \frac{\Sigma xy}{\sqrt{\Sigma x^2} \sqrt{\Sigma y^2}}$$

III. RESULTATS ET DISCUSSION

1.Paramètres physico-chimiques

1.1. Débit et température

Les variations de débit et de température sont typiques de ce que l'on rencontre généralement en Meuse à cette époque de l'année: après une période de débit important, on assiste à sa décroissance progressive vers des valeurs d'étiage. La température de l'eau, quant à elle, augmente progressivement pendant le printemps.

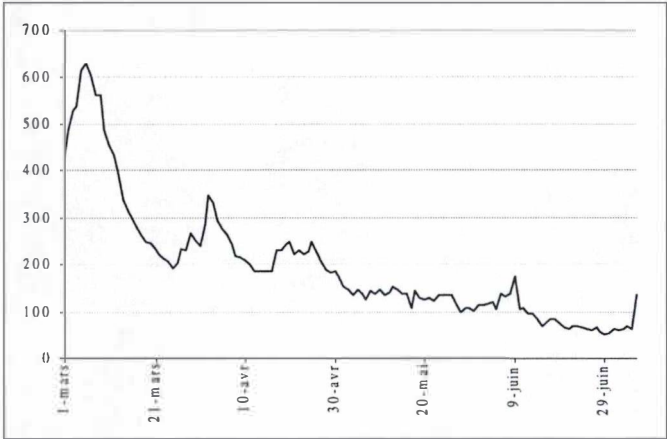


Figure 16. Débit ($m^3 s^{-1}$) mesuré de façon journalière à Tailfer. Données de la Compagnie Intercommunale Bruxelloise des eaux (CIBE).



Figure 17. Température (°C) à Tailfer mesurée à chacune de nos campagnes (carrés) et quotidiennement par la Compagnie Intercommunale Bruxelloise des eaux (trait).

1.2. Lumière dans la colonne d'eau

La lumière dans la colonne d'eau est calculée à partir de la l'éclairement journalier moyen divisé par la profondeur moyenne du cours d'eau pour le tronçon considéré (z') et le coefficient vertical d'extinction (k) de la lumière.

$$I = I_o / (k \times z')$$

où I'o est l'éclairement journalier total (PAR) en $E\ m^{-2}\ j^{-1}$, corrigé pour la réflexion en surface.

Suite aux conditions météorologiques variables (ciel dégagé, temps couvert, averses...), l'éclairement journalier total peut fluctuer fortement d'un jour à l'autre. Malgré ces fluctuations, la tendance printanière à l'augmentation bien visible (figure 16). Les variations de k sont liées à la biomasse algale (Descy *et al.* 1988) et aux matières en suspension, elles-mêmes corrélées au débit et aux précipitations. La lumière moyenne dans la colonne d'eau est donc fortement influencée par les conditions climatiques et l'importance de la biomasse algale.

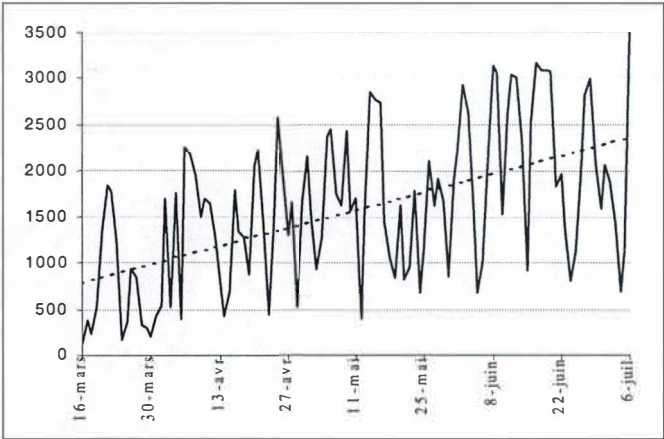


Figure 18. Rayonnement solaire journalier total ($J\ cm^{-2}\ j^{-1}$) à St-Hubert du 16 mars au 6 juillet (données IRM).

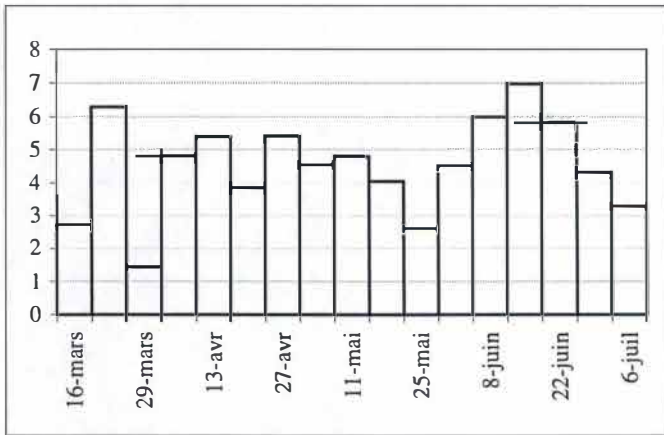


Figure 19. Radiation photosynthétiquement active (PAR) disponible dans la colonne d'eau ($E\ m^{-2}\ j^{-1}$) moyennée sur des intervalles d'une semaine, pendant la période d'étude.

1.3. Oxygène dissous

Les concentrations en oxygène dissous sont relativement élevées et s'étalent entre 10,1 et 15,1 mg O₂/l, ce qui semble indiquer que la rivière ne présente pas de problèmes d'oxygénation. Par contre, elle peut se trouver en état de légère sursaturation (jusqu'à 138% de saturation). Les résultats de production brute, de production nette et de respiration (voir point 3) confirment le caractère autotrophe de cette partie de la rivière.

1.4. pH et Alcalinité

Les eaux de la Meuse se caractérisent par une alcalinité élevée (nos mesures s'échelonnent entre 30,3 et 40,1 mg de carbone inorganique par litre, principalement sous forme de bicarbonates) et un pH alcalin (7,98 à 8,90). L'eau est calcaire et bien minéralisée, ce qui s'explique bien par la nature des roches du bassin versant où les roches carbonatées sont bien représentées.

1.5. Nutriments

Les concentrations des principaux nutriments (N, P, Si) sont susceptibles de limiter la production primaire dans de nombreux milieux aquatiques. Cependant, les grandes rivières reçoivent les eaux de drainage d'un large bassin versant utilisé par l'homme pour l'agriculture, ainsi que les eaux usées d'une densité d'habitants élevée. Les apports de nutriments dépassent par conséquent les besoins de la croissance végétale. On observe généralement des variations de P et N durant les blooms phytoplanctoniques (Descy *et al.* 1987) mais rarement de valeurs minimales potentiellement limitantes. Seule la silice peut diminuer pendant les blooms et pourrait être limitante pour les diatomées. Les concentrations en nutriments ont présenté une certaine variabilité au cours de l'étude mais sont toujours restées relativement élevées. La figure 20 montre que les concentrations en silice diminuent quand la biomasse algale augmente et vice-versa. L'évolution des autres nutriments est moins influencée par la biomasse algale. Les concentrations en P sont à plusieurs reprises potentiellement limitantes car elles sont inférieures aux valeurs de K_m des algues de milieu eutrophe (*Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Chlorella*, etc...) qui sont estimées à 10 µg/l. Cependant, ces K_m ont été obtenus en culture en continu, où la concentration en P est maintenue constante (et basse) et où les algues sont carencées au départ. Il faut également tenir compte des variations spatiales et temporelles des teneurs en P dans une rivière comme la Meuse. De plus, les algues possèdent des stocks intracellulaires généralement bien remplis (le rapport C:P du seston de la Meuse mesuré à La Plante est inférieur au Redfield ratio). La limitation effective est très peu probable avec les niveaux et apports de P actuels.

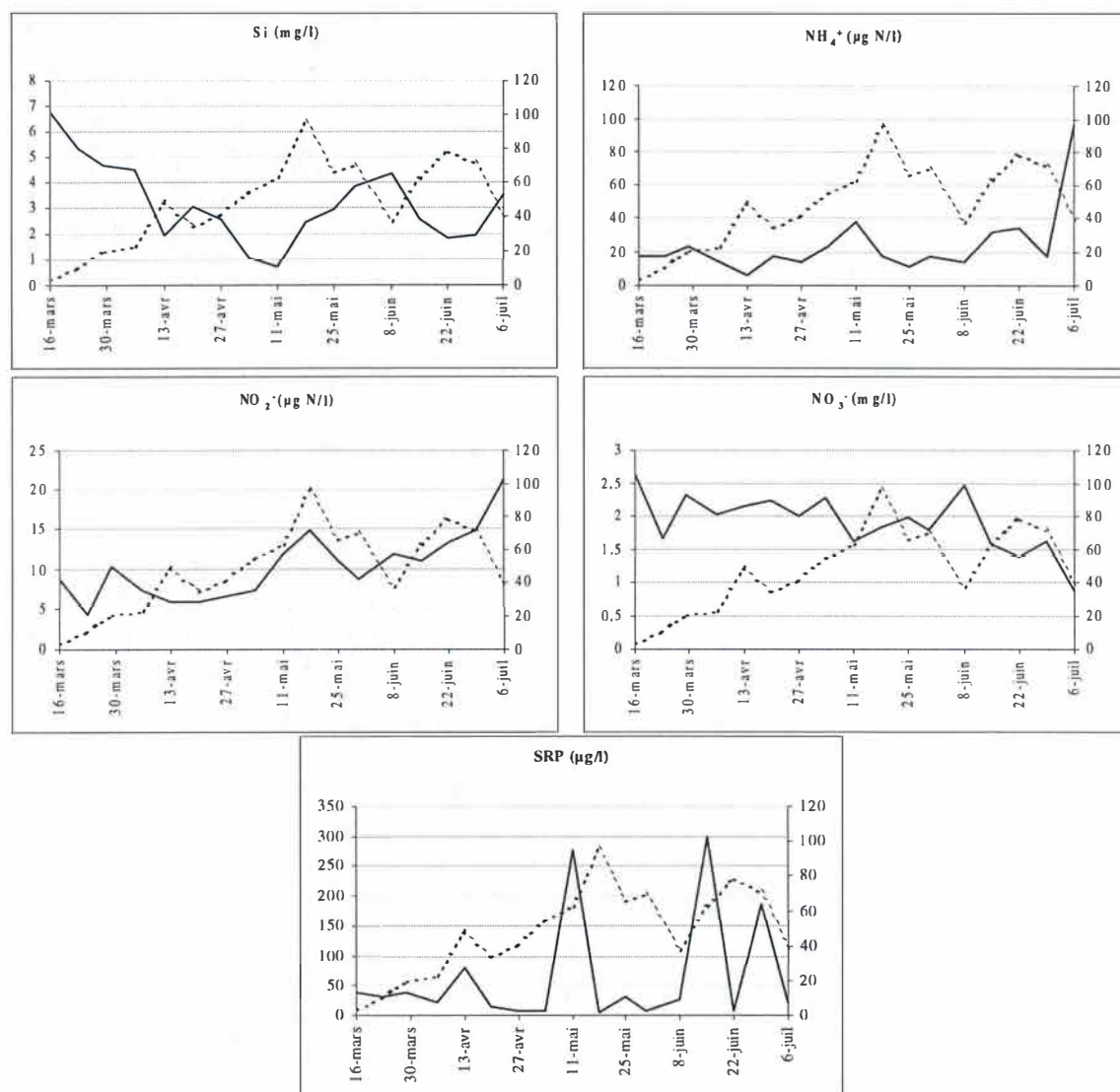


Figure 20. Evolution des concentrations en nutriments dans la Meuse à Tailfèr (traits plein) par rapport à la biomasse algale exprimée en µg Chl *a*/l (pointillés).

1.6. Carbone organique dissous

Le carbone organique dissous (COD) provient pour une grande part de la matière humique des sols du bassin versant (acides humiques et fulviques). Des quantités parfois importantes de matière organique peuvent aussi provenir soit des effluents urbains et industriels soit de la lyse cellulaire phytoplanctonique. Cette MO est nettement plus dégradables que les dérivés du sol.

La partie de la rivière étudiée reçoit des quantités relativement faibles d'eaux usées d'origine domestique ou industrielle. Les apports allochtones, moyennés pour le tronçon de la Meuse situé entre la frontière française et Namur sont estimés à $0,375 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Ces

apports allochtones sont généralement inférieurs à la MO organique provenant de la production primaire nette (Servais *et al.* sous presse). Cette production primaire relativement forte résulte de l'eutrophisation de la rivière, combinée aux bonnes opportunités pour le développement du phytoplancton dans les sections amont de la rivière (en particulier une faible profondeur avec une bonne transparence de l'eau).

Les concentrations en COD sont très variables sans qu'une évolution saisonnière quelconque puisse être mise en évidence, ce qui correspond à ce qui a été décrit par Servais en 1987. Le carbone organique dissous biodégradable (CODB) suit le même type d'évolution et représente en moyenne 40,9% du COD total avec des valeurs s'étalant entre 19,4 et 72,5 %. Le CODB suit relativement bien l'évolution de la production journalière mais le peu de données disponibles lors de la rédaction de ce mémoire ne permettent pas d'établir une corrélation significative entre le CODB et la production journalière (nous sommes en possession des valeurs de COD(B) du 16 mars au 11 mai alors que les mesures d'activité biologiques dont la PBJ ont commencé le 13 avril, par conséquent, il n'y a que 5 valeurs communes).

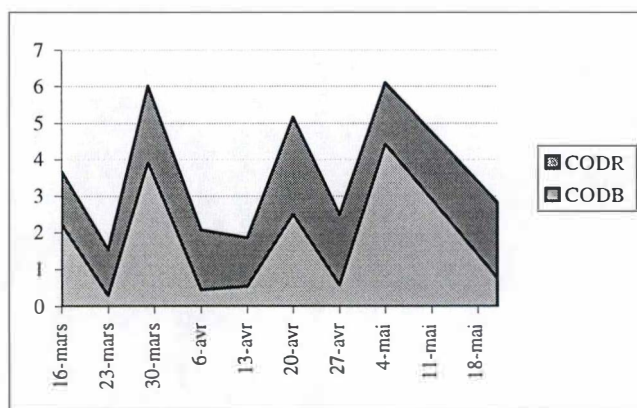


Figure 21. Evolution des concentrations en carbone organique dissous biodégradable (CODB) et en carbone organique dissous réfractaire (CODR) dans la Meuse à Tailfer pour la période d'étude (mg C l⁻¹).

2. Evolution de la biomasse phytoplanctonique

2.1. Composition taxonomique

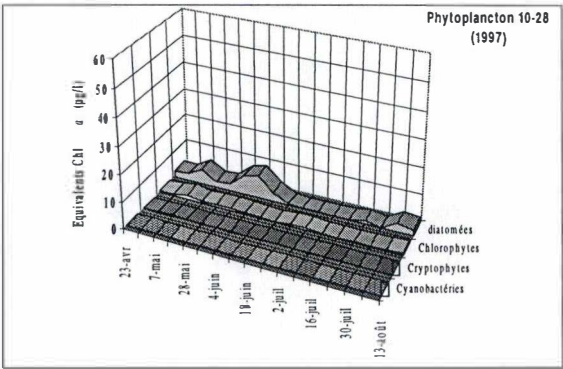
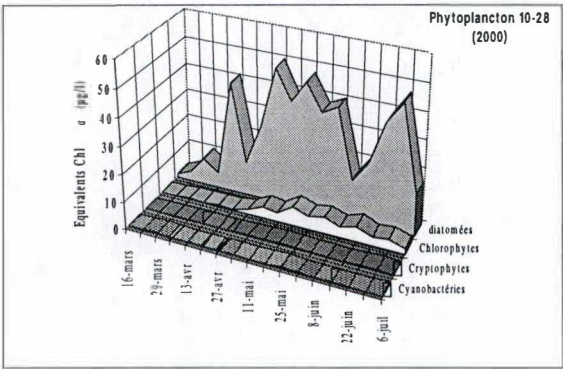
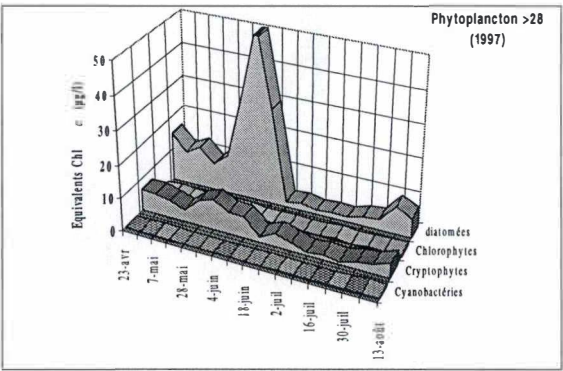
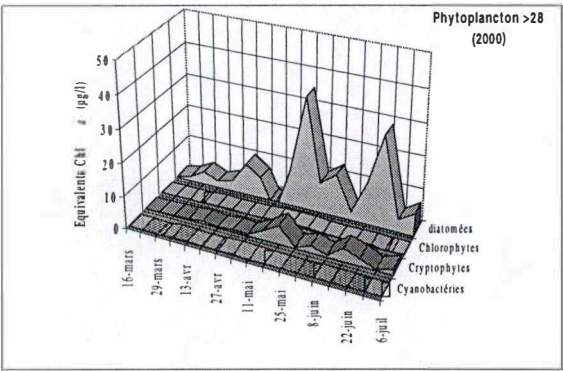
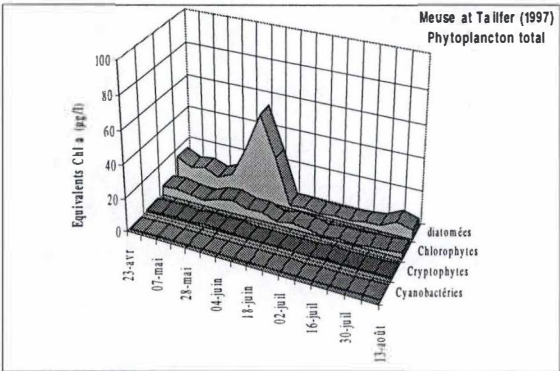
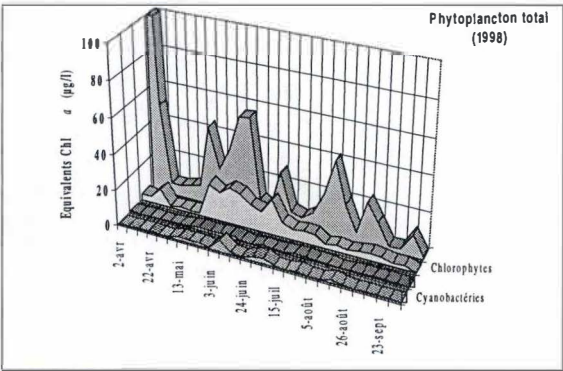
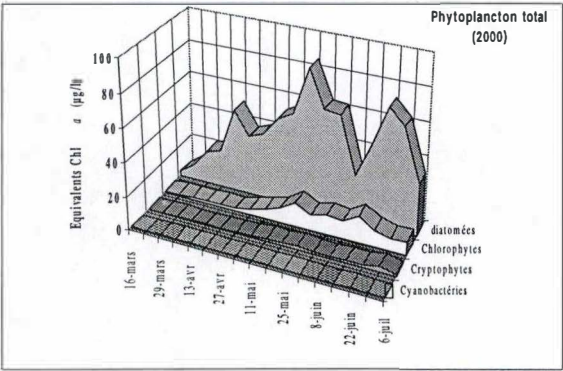
Rappelons que notre connaissance actuelle de la composition du phytoplancton de la Meuse au cours de notre étude se limite à l'estimation de la biomasse des classes d'algues, établie d'après l'analyse des pigments en HPLC. Au moment de la rédaction de ce mémoire, la composition spécifique n'est pas encore connue. Les diatomées sont dominantes pendant toute la période d'étude en terme de biomasse, elles représentent 70 à 95 % (avec une moyenne de 85%) de la biomasse exprimée en équivalents Chl *a*. La seconde place est occupée par les algues vertes avec 4 à 28 % (moyenne de 13%). Les autres groupes algaux (principalement Cryptophycées et cyanobactéries) possèdent des biomasses nettement moins importantes. Les diatomées commencent à former leur premier bloom printanier lorsque les débits hivernaux diminuent et atteignent des valeurs de l'ordre de $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Lorsque les eaux se réchauffent et que le climat lumineux devient plus favorable, les autres groupes algaux font leur apparition, en particulier les algues vertes.

Lors des années 1997 et 1998, on observe en général les mêmes tendances bien que les algues vertes puissent occasionnellement dominer les diatomées pendant quelques semaines lors du déclin de la biomasse au mois de juin. Elles ont ainsi atteint 66% de la biomasse totale à la fin du mois de juin 1997. La dominance de ces deux groupes algaux dans le plancton mosan se retrouve dans la littérature (Descy 1987, Gosselain *et al.* 1994, Gosselain 1998). On remarquera aussi les fortes variations interannuelles de biomasse, alors que la composition taxonomique est, au niveau des classes d'algues très similaire d'une année à l'autre. Globalement, le développement du phytoplancton a été plus important et plus régulier au cours de notre étude, qu'au cours des deux années récentes pour lesquelles les données sont disponibles.

La dominance des diatomées se retrouve également pour les autres classes de taille, même si elle peut être moins marquée.

Au point de vue des espèces présentes, des successions saisonnières s'observent, reproductibles d'année en année. Ainsi, l'essentiel des développements printaniers est constitué par la petite diatomée centrique *Stephanodiscus hantzschii* GRUNOW, alors qu'en période estivale s'accroît la contribution des Chlorophycées, principalement les chlorococcales. En automne, une reprise de la croissance abondante des diatomées peut s'observer si les débits demeurent faibles. La période estivale peut également être marquée par le développement abondant de diatomées filamenteuses du genre *Aulacoseira*, croissant à la faveur de la raréfaction des petites espèces résultant de l'activité de broutage du zooplancton (Gosselain *et al.* 1994, 1998, Viroux 2000).

Résultats et discussion



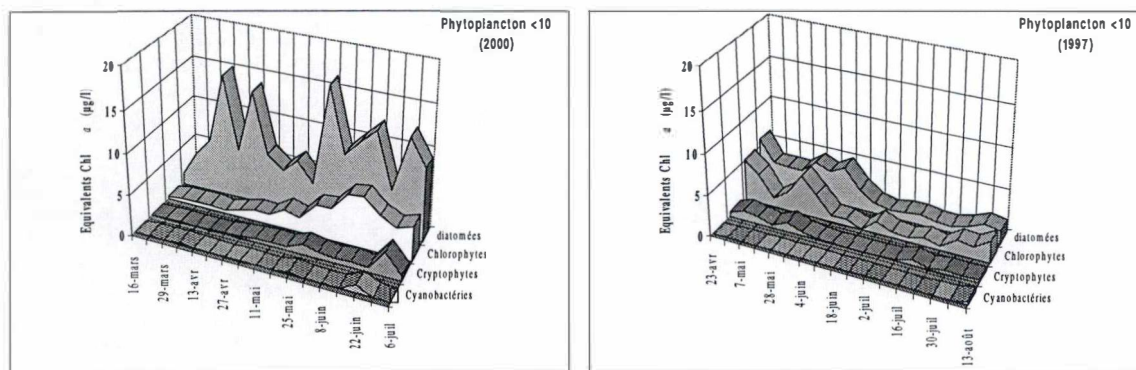


Figure 22. Variations de biomasse des principaux groupes algaux à Tailfer pour les années 2000, 1998 et 1997. Les biomasses des années 2000 et 1997 sont décomposées en fractions $>28\mu\text{m}$, comprises entre 10 et $28\mu\text{m}$ et $<10\mu\text{m}$.

2.2. Evolution de la biomasse

L'évolution des concentrations en Chl *a* nous a montré deux blooms printaniers. Le premier atteint un maximum à la mi-mai et le second après la mi-juin. Ces blooms sont imputables aux conditions météorologiques favorables (lumière disponible, débit, température). Le déclin de la biomasse phytoplanctonique à la fin du mois de juin est sans doute imputable au grazing par le zooplancton abondant à cette période de l'année (Gosselain *et al.* 1994, 1998, Viroux 2000).

Pendant la majorité de l'année, la fraction comprise entre 10 et $28\mu\text{m}$ domine (en moyenne 53,9% de la biomasse totale). Cette fraction correspond aux diatomées centriques unicellulaires habituellement les plus abondantes en Meuse.

Notons qu'à deux occasions, la contribution de la fraction algale supérieure à $28\mu\text{m}$ atteint près de 40% de la biomasse totale (le 18 mai et le 22 juin). Vu la composition du plancton à ces dates, (voir figure 22), il s'agit sans doute de "grandes" diatomées (vraisemblablement des *Aulacoseira*, des *Skeletonema* ou des chaînes de *Stephanodiscus*). Des examens microscopiques seront nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

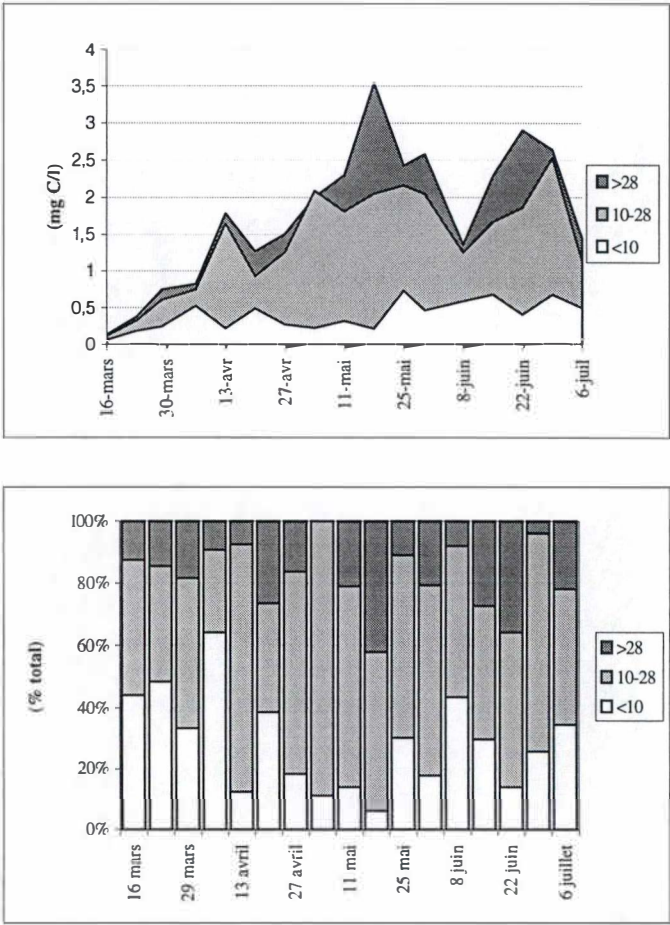


Figure 23. Evolution de la biomasse algale absolue ($\mu\text{g C l}^{-1}$) et relative (%) pour les 3 différentes classes de taille: supérieure à $28 \mu\text{m}$ (>28), comprise entre 10 et $28 \mu\text{m}$ (10-28) et inférieure à $10 \mu\text{m}$ (<10).

3. Production primaire

3.1. Paramètres de la relation photosynthèse – lumière

Les valeurs de capacité photosynthétique du phytoplancton (P_{max}) ne correspondent pas à la relation à la température établie par Descy *et al.* (1987). Descy & Gosselain (1994) et Descy *et al.* (1994) avaient déjà observé une corrélation moins satisfaisante entre ces paramètres mais dans cette étude, il n'y avait clairement aucune relation. C'est sans doute dû à la présence d'algues de printemps genre *Stephanodiscus* capables de croître à faible température. Sur la figure 25, on peut voir que les valeurs présentées par Descy *et al.* 1987 et les nôtres sont fortement étalées autour de la droite de régression.

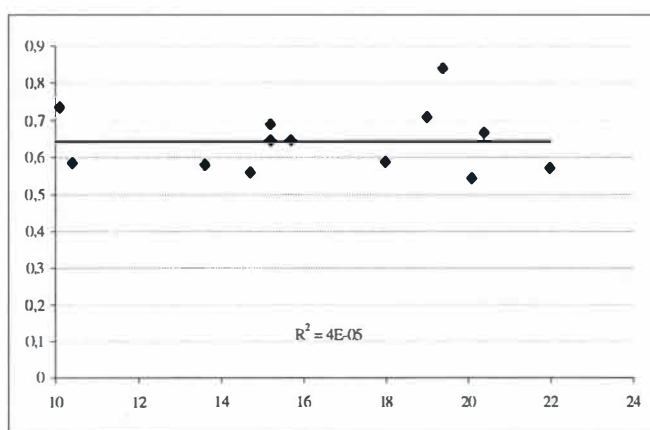


Figure 24. Relation température (°C) – \log_{10} du P_{max} exprimé en $\text{gC gChl a}^{-1} \text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$ dans notre étude.

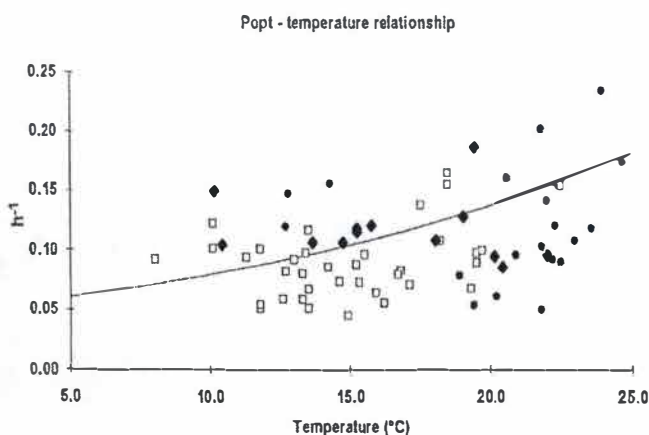


Figure 25. Relation température (°C) – P_{opt} (h^{-1}) d'après Descy *et al.* (1994) avec superposition des points de notre étude (représentés par les losanges).

Les valeurs de P_{max} s'échelonnent entre 3,62 et 5,13 mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1}$ si on enlève les deux dernières valeurs: la dernière est complètement aberrante (12609,60 mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1}$) et la précédente est douteuse (10,48 mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1}$). Ces décalages sont dus à l'ajustement des valeurs effectuées avec le programme Statistica suivant la relation de Vollenweider (1965) simplifiée.

En ce qui concerne les valeurs d' I_k , elles sont comprises entre 212 et 645 $\mu E m^{-2} s^{-1}$ si on excepte la dernière valeur aussi aberrante que celle du P_{max} (1772813 $\mu E m^{-2} s^{-1}$), ce qui est nettement supérieur aux valeurs obtenues par Gosselain 1998 (37 à 249 $\mu E m^{-2} s^{-1}$). Les valeurs supérieures à 300 sont douteuses et proviennent de l'ajustement effectué à l'aide de Statistica.

3.2. Production et croissance phytoplanctonique

La production brute journalière mesurée a varié de 1,46 à 5,41 g C m^{-2} , ces valeurs sont comprises dans la gamme rapportée par Gosselain (1998) pour l'année 1996. La production est généralement supérieure à la respiration calculée ($PN > 0$ avec une moyenne de 0,852 g C $m^{-2} j^{-1}$), ce qui deux fois moins que ce qui a été décrit, ce qui est parfaitement en accord avec le statut autotrophe de cette partie de la Meuse belge (Descy et Gosselain 1994), même si les valeurs sont deux fois moins élevées que celles décrites par Servais *et al.* (sous presse) à savoir 1,73 g C $m^{-2} j^{-1}$.

Les taux de production nette ont varié entre 0,04 et 0,26 j^{-1} , ce qui correspond à une augmentation de biomasse comprise entre 5 et 38 % par jour (gamme relativement proche des valeurs de Gosselain (1998) qui sont de 6 à 53% par jour.

3.3. Production des différentes classes de taille

La production primaire mesurée sous éclaircissement saturant suit relativement bien l'évolution de la biomasse algale et présente deux pics correspondant aux blooms phytoplanctoniques. La plus grande partie de la production primaire est assurée par la fraction inférieure à 10 μm surtout au début du printemps, alors que c'est la fraction comprise entre 10 et 28 μm qui domine au point de vue de la biomasse.

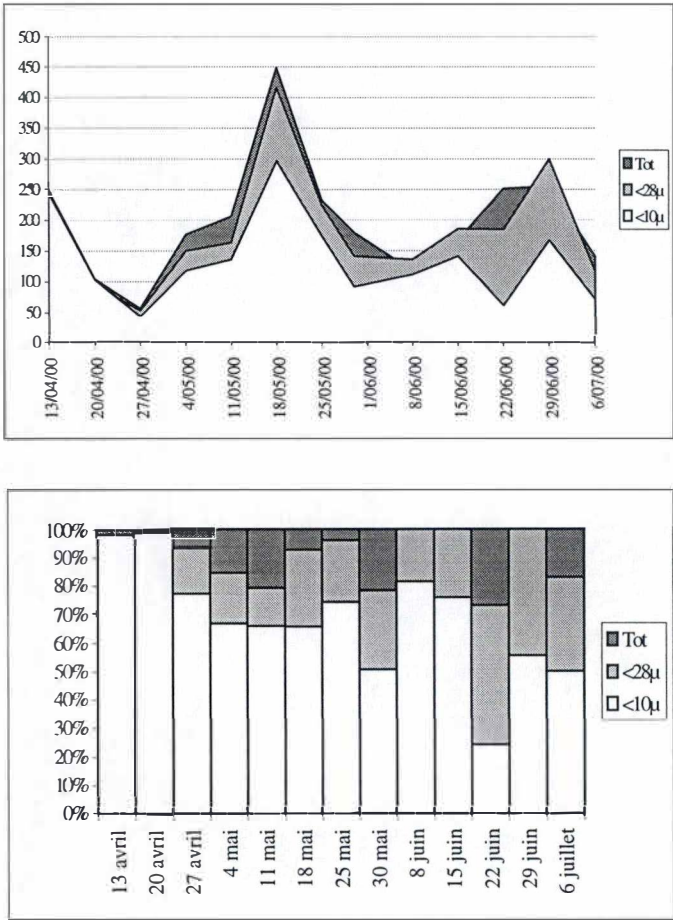


Figure 26. Production primaire absolue ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) et relative (%) des différentes classes de taille.

4. Excrétion et réassimilation

4.1. Fiabilité des résultats

Les triplicats de filtres 2 μm donnent des résultats fort semblables (écart type moyen de 1,84 % de la valeur), et leur évolution dans le temps est bien linéaire: les valeurs du coefficient de détermination ne descendent pas en dessous de 0,962 et la moyenne est de 0,989. Il en est autrement pour les filtres 0,2 μm et les filtrats finaux: les écarts types moyens valent respectivement 11,3 et 13,3%; les valeurs moyennes du coefficient de détermination sont respectivement de 0,968 et 0,915.

Les valeurs du 13/04 n'ont pas été prise en compte car, suite à une erreur de manipulation, nous ne disposons que de deux points pour le taux horaire sur les filtres 2 μm et que les triplicats du filtrats dissous après 5h d'incubation sont trop hétérogènes (écart type représente 48% de la moyenne des trois mesures) et nettement supérieures aux valeurs attendues en vue des mesures effectuées à 3 et 4h.

Les valeurs du 22 juin ont également été mises de côté en raison de leur hétérogénéité inexplicable pour les filtres 0,2 μm et les filtrats (écarts types moyens de 55,10 et 32,7 % avec des valeurs atteignant 85%) et la non – linéarité des valeurs dans le temps ($r^2 = 0,479$ et 0,148). De plus, ce jour-là, la production bactérienne mesurée à la thymidine était pratiquement nulle alors que l'activité initiale de la thymidine était tout à fait normale et qu'une réassimilation relativement importante de ^{14}COD était mesurée (même si les valeurs n'étaient et pas homogènes).

4.2. Rappel

La production primaire totale (PPT) est obtenue en additionnant la production particulière algale (mesurée sur le filtre 2 μm) et le taux d'excrétion de carbone organique (COE). Celui-ci est composé de trois termes: le carbone organique dissous réassimilé par les bactéries (CB), l'énergie utilisée par les bactéries pour leur respiration (CBR) et le carbone organique non utilisé par les bactéries (CODE). Le pourcentage d'excrétion (PER) est égal au taux d'excrétion exprimé en valeur relative à la production primaire totale.

Les valeurs de production primaire totale mesurée (PPTm), du taux d'excrétion de carbone organique mesuré (COEm) et le pourcentage d'excrétion mesuré (PERm) sont calculés de la même façon si ce n'est que la respiration bactérienne (CBR) n'est pas prise en compte.

4.3. Production primaire totale

Les valeurs mesurées s'étalent entre 107 et 646 $\mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (moyenne de 363) tandis que les valeurs tenant compte de la respiration bactérienne vont de 131 et 670 $\mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (moyenne de 380). Les pertes de carbone par respiration représenteraient donc environ 5 % de la PPT. Il n'y a donc pas de différence importante entre la PPTm et la PPT.

La PPT évolue de la même façon que la production primaire décrite plus haut et que la biomasse algale si ce n'est que le deuxième pic n'est pas visible à cause des problèmes rencontrés le 22 juin (voir 4.1).

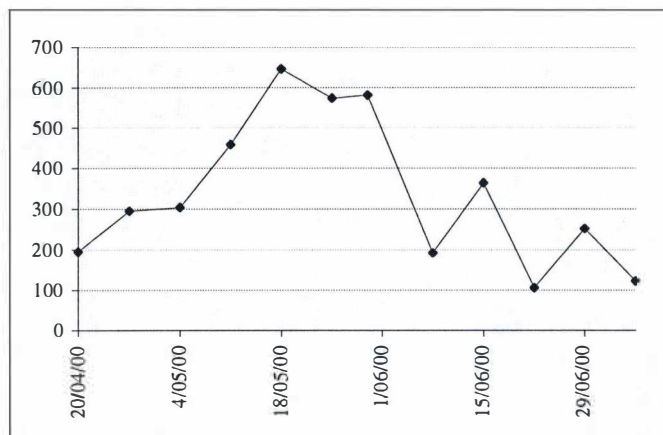


Figure 27. Evolution de la production primaire totale mesurée (PPTm) lors de notre étude ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$).

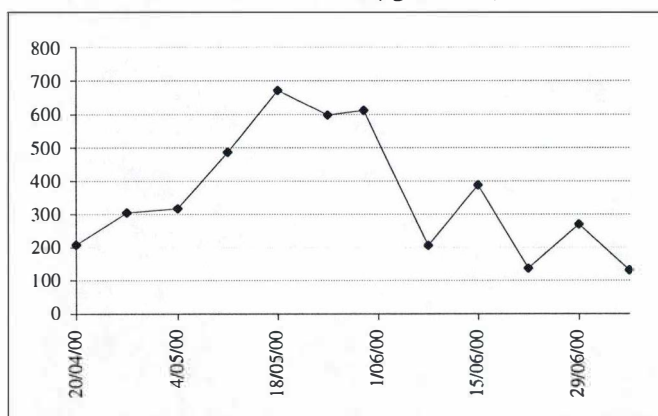


Figure 28. Evolution de la production primaire totale (PPT) lors de notre étude ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$).

4.4. Carbone organique excrété

Le COE suit une évolution semblable. La réassimilation bactérienne mesurée (CB) représente 30 à 67 % du COEm. Par contre, si on tient compte de la respiration, la réassimilation bactérienne (CB + CBR) vaut 59 à 87 % du COE.

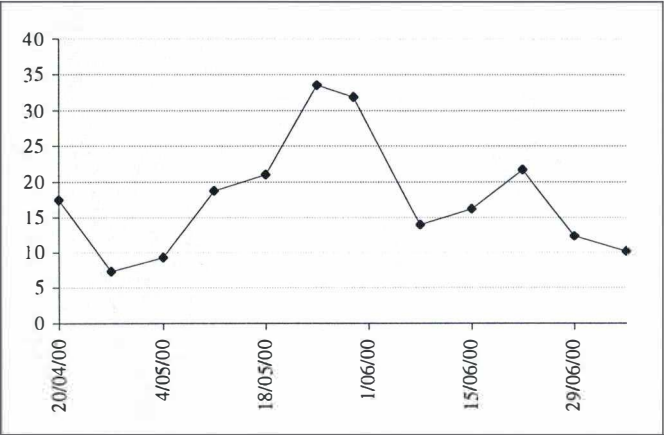


Figure 29. Evolution du taux d'excrétion de carbone organique mesuré (COEm) ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$).

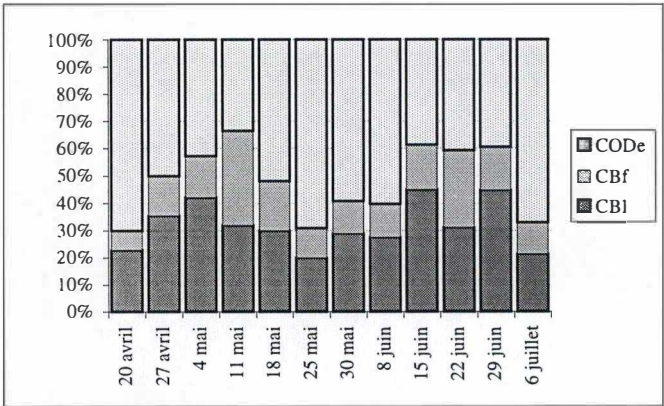


Figure 30. . Importance de la réassimilation par les bactéries libres (CBI) et fixées (CBf) et du COD non réassimilé (CODE) dans la mesure du carbone excrété (COE) (%).

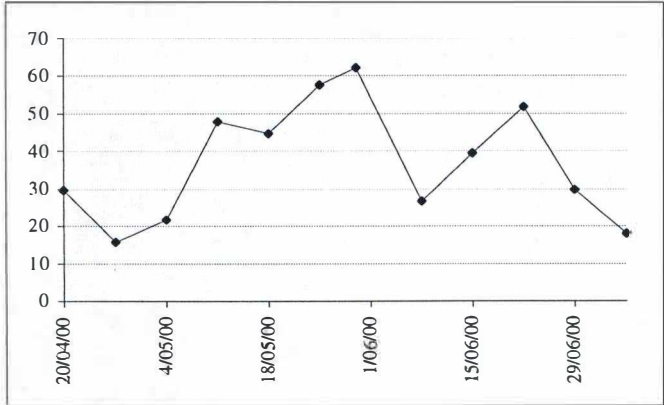


Figure 31. Evolution du taux d'excrétion de carbone organique (COE) ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$).

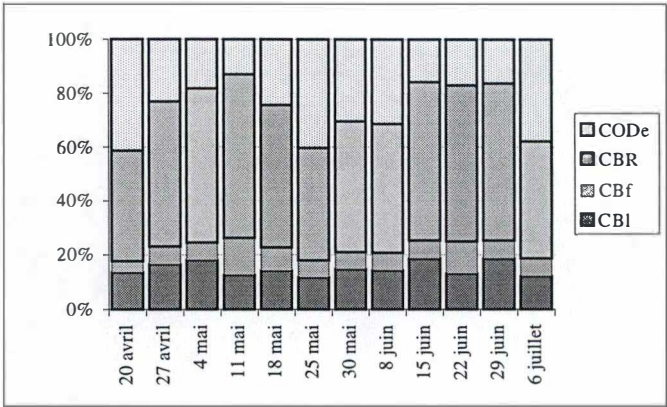


Figure 32. Importance de la réassimilation par les bactéries libres (CBl) et fixées (CBf), de leur respiration (CBR) et du COD non réassimilé (CODe) dans la mesure du carbone excrété (COE) (%).

4.5. Pourcentage d'excrétion

Les valeurs de PERm varient de 2,5 à 9,0 %. Le PER vaut entre 5,2 et 14,3% si on enlève les valeurs du 22 juin qui sont nettement supérieures (20,4 et 37,8 %). Le PER ne semble pas suivre une évolution parallèle ou opposée à celle de la PPT et de la biomasse. Les valeurs de PER sont supérieures à la moyenne obtenue pour la Mer Baltique (4,6%, Lignell 1990). Dans les lacs, le PER peut fortement varier suivant le degré trophique et suivant la profondeur. On retrouve ainsi une gamme de valeurs de PER assez large: 5 à 55% (Maurin *et al.* 1997, Sundh & Bell 1992)

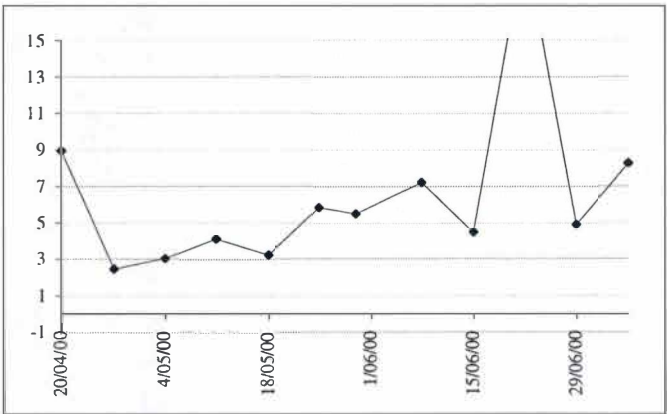


Figure 33. Evolution du pourcentage d'excrétion mesuré (PERm) (%).

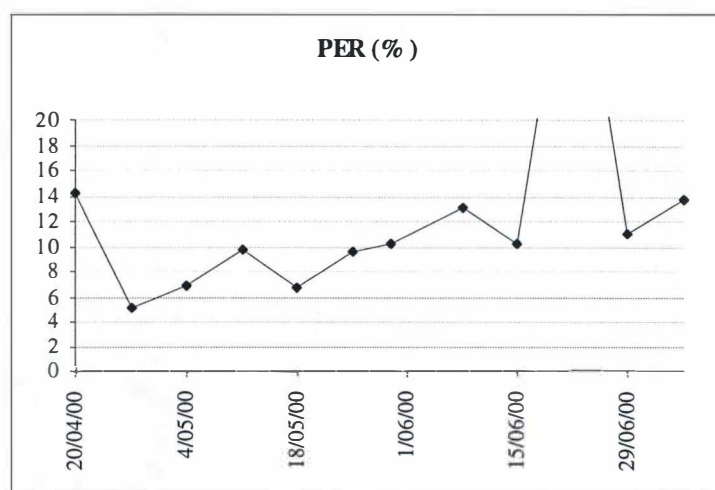


Figure 34. Evolution du pourcentage d'excrétion (PER) (%).

4.6. Production bactérienne

La production des bactéries libres mesurée à l'aide de thymidine tritiée donne des valeurs entre $0,64$ et $1,59 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (moyenne = $0,94$). Ces valeurs sont situées dans la gamme décrite par Servais (1987) pour la haute Meuse belge ($0,2$ à $16 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, les valeurs les plus élevées correspondant à des productions primaires brutes journalières de $5 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$).

Les mesures d'assimilation du carbone excrété par les bactéries libres nous donnent des taux d'incorporation de C plus élevés que les valeurs de production totale à savoir $2,17$ à $9,20 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (moyenne = $5,23$). De tels problèmes ont déjà été rencontrés par Sundh et Bell 1992 et proviennent sans doute des facteurs de conversion utilisés ou alors à la présence d'organismes photosynthétiques dans la fraction comprise entre $0,2$ et $2 \mu\text{m}$. Ces sous-estimations de la production bactérienne ne nous permettent pas de dire quelle fraction de la demande bactérienne en carbone peut être assumée par le COD d'origine phytoplanctonique. La littérature fournit des valeurs allant de 14 à 100% (Coveney 1982, Larsson et Hagström 1982, Jensen 1983, Søndergaard *et al.* 1988, ...)

Les bactéries fixées contribuent en moyenne à $32,7 \%$ de la production bactérienne mais peuvent égaler voire dépasser la production des bactéries libres (maximum mesuré = $51,9 \%$). Cette moyenne se rapproche des 30% mesurés au printemps en Mer Baltique (Lignell 1990) et est supérieure à celle obtenue par Petit (1997) pour le lac de Pareloup ($13,5 \%$).

4.7. Corrélations

Avant d'aller plus loin, il est important de signaler qu'une corrélation n'implique pas un lien de causalité. Par cette étude de corrélation, nous cherchons simplement à interpréter nos résultats en terme de relations générales, afin d'évaluer leur cohérence.

L'existence de corrélation a été testée pour les probabilités critiques $p=0,05$, $0,01$ et $0,001$. Lorsqu'une corrélation a été mesurée, elle a été représentée par respectivement une, deux ou trois astérisques à côté du coefficient de corrélation (r) sur le graphique représentant la relation.

4.7.1. Production primaire totale

La PPT est positivement corrélée à la biomasse algale ($p < 0,01$) et négativement corrélée à l'intensité moyenne dans la colonne d'eau ($p < 0,01$). Dans la mesure où la biomasse algale contribue à diminuer la pénétration de la lumière dans l'eau, cette relation inverse n'est pas surprenante.

La PPTm est corrélée de manière identique à ces paramètres, en raison des faibles différences engendrées par la prise en compte de la respiration bactérienne.

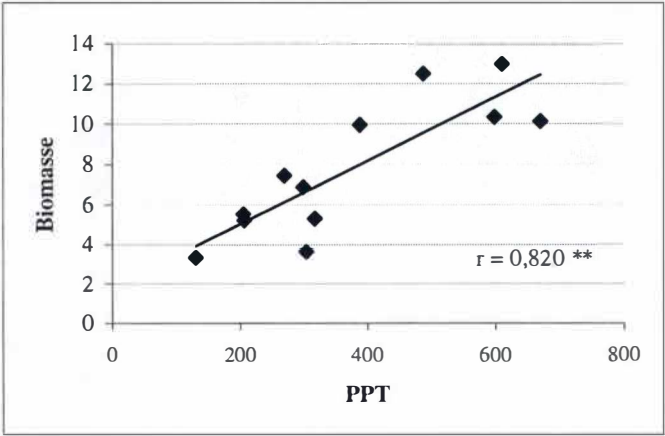


Figure 35. Relation entre la production primaire totale (PPT) exprimée en $\mu\text{g C/l/h}$ et la biomasse algale en $\mu\text{g Chl } a/l$.

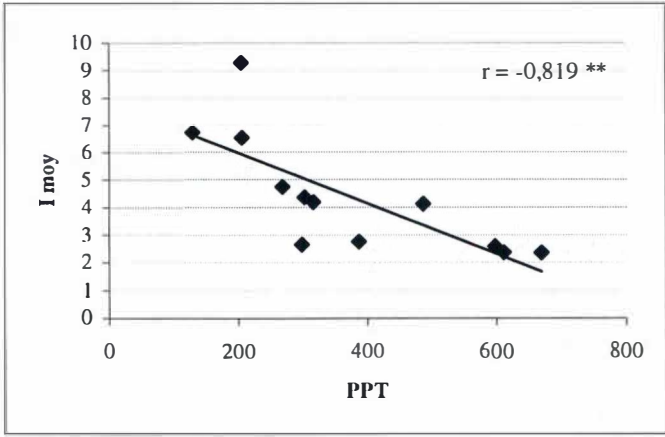


Figure 36. Relation entre la production primaire totale (PPT) exprimée en $\mu\text{g C/l/h}$ et la biomasse algale en $\mu\text{g Chl } a/l$.

4.7.2. Carbone organique dissous

Le COE est corrélé à la PPT ($p < 0,001$) et à la biomasse algale mais en moindre mesure ($p < 0,05$) ce qui tend à montrer que l'excrétion n'est pas le simple fait de la diffusion passive. En effet, si c'était le cas, le COE serait principalement fonction de la biomasse (voir synthèse bibliographique). Ce résultat avait déjà été obtenu dans d'autres milieux (Lignell 1990, Cole *et al.* 1988). Le COE est également inversement corrélé à l'intensité moyenne dans la colonne d'eau ($p < 0,05$) dont dépend la PPT.

Le COEm est corrélé à la PPTm ($p < 0,01$) mais ne l'est pas à la biomasse algale, ni à la lumière dans la colonne d'eau.

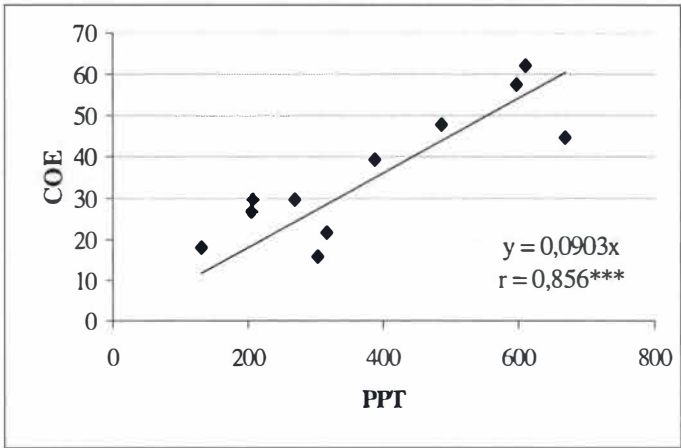


Figure 37. Relation entre la production primaire brute et le carbone organique excrété (tous deux exprimés en $\mu\text{g C/l/h}$)

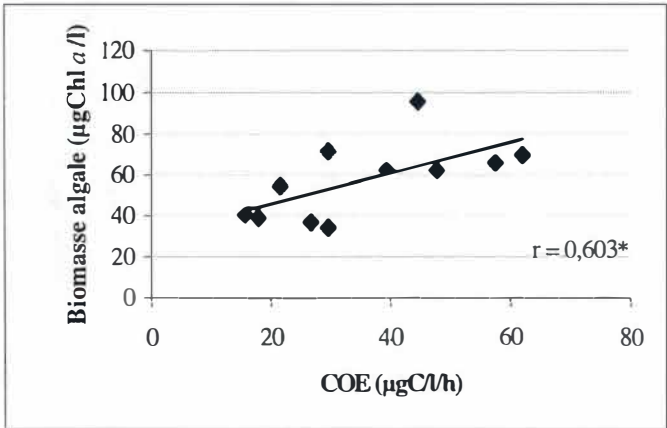


Figure 38. Relation entre le carbone organique excrété (COE) exprimé en $\mu\text{g C/l/h}$ et la biomasse algale exprimée en $\mu\text{g Chl } a/l$

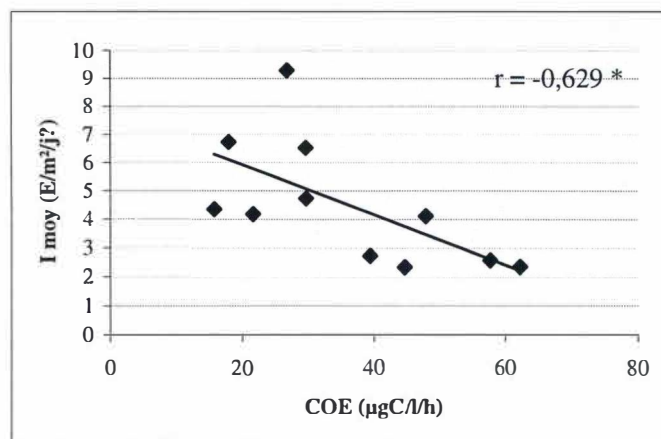


Figure 39. Relation entre le carbone organique excrété (COE) exprimé en $\mu\text{g C/l/h}$ et l'intensité disponible dans la colonne d'eau ($\text{E/m}^2/\text{j}$)

4.7.3. Production bactérienne

Comme observé dans différents milieux (Azam *et al.* 1983, Cole *et al.* 1988, Servais 1989), la production bactérienne (PB) est fortement corrélée à la production primaire brute ($p < 0,001$). Par conséquent, soit les communautés algales et bactériennes sont contrôlées par les mêmes facteurs non pris en compte dans cette étude, soit une l'excrétion par le phytoplancton constitue une source importante de carbone pour les bactéries et que celles-ci l'utilisent directement. De plus, un effet stimulant des bactéries sur l'excrétion phytoplanctonique n'est pas à exclure (Sell & Overbeck 1992). La PB est également corrélée à la biomasse algale ($p < 0,01$), suite aux relations qui existent entre la PPT et ce paramètre. Enfin, la PB est corrélée au COE ($p < 0,001$), cette corrélation n'est pas surprenante quand on sait qu'une grande partie du COE est utilisée par les bactéries (59 à 87 %).

La production bactérienne mesurée présente des corrélations avec les mêmes paramètres mais celles-ci sont moins prononcées avec le COE et la PPT ($p < 0,01$) et avec la biomasse algale ($p < 0,05$).

On n'observe pas de corrélation entre la PB estimée à partir des incubations au ^{14}C et celles à la thymidine tritiée, ce qui semble indiquer que les bactéries utilisent une autre source de carbone que le COD d'origine phytoplanctonique. Des mesures des paramètres utilisés dans les conversion moles de thymidine incorporées – production bactérienne pour chaque campagne devraient confirmer ou infirmer un autre apport de COD.

Contrairement à ce qu'on aurait pu penser d'après lecture de la littérature (Scavia & Laird 1987), la production bactérienne ne semble pas corrélée à la température dans nos échantillons.

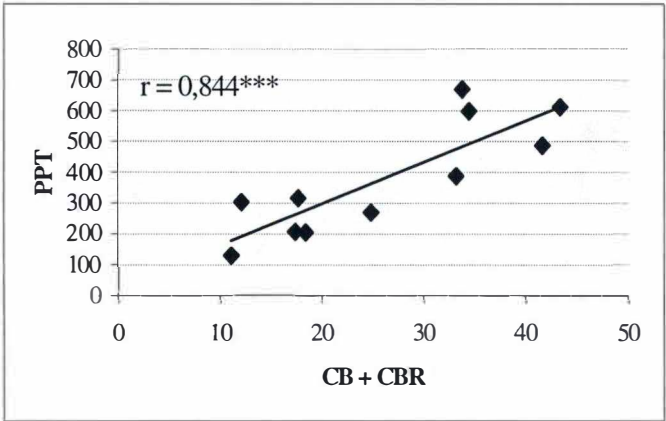


Figure 40. Relation entre la réassimilation bactérienne (CB + CBR) et la production primaire totale (PPT), tous deux exprimés en $\mu\text{g C/l/h}$

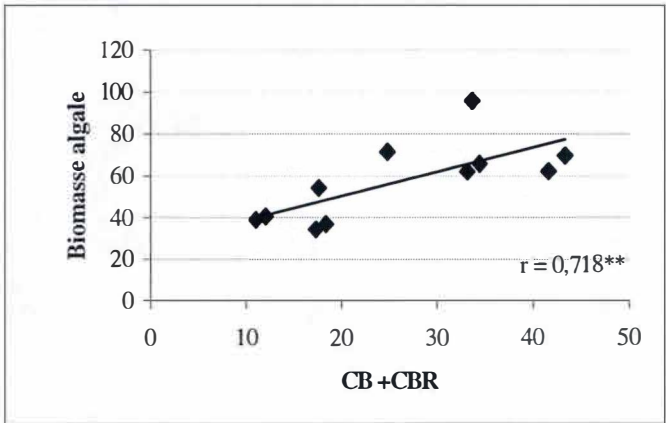


Figure 41. Relation entre la réassimilation bactérienne (CB + CBR) en $\mu\text{g C/l/h}$ et la biomasse algale en $\mu\text{g Chl } a/l$

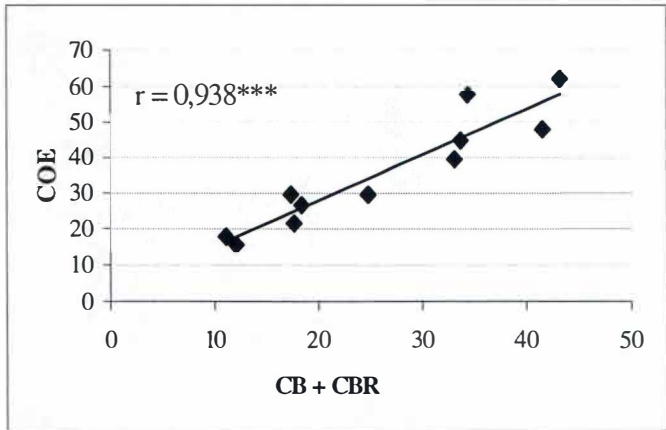


Figure 42. Relation entre la réassimilation bactérienne (CB + CBR) exprimée en $\mu\text{g C/l/h}$ et le carbone organique excrété (COE) exprimé en $\mu\text{g C/l/h}$

4.7.4. Pourcentage d'excrétion

Une relation linéaire simple entre le PER et la PPT n'a pas pu être mise en évidence. Les calculs du PER comportent le cumul des erreurs sur les valeurs de PPT et COE et ne semblent pas les plus appropriées dans notre étude de corrélation.

4.8. Relation COE - PPT

La très bonne corrélation entre la production primaire totale et le COD et l'origine phytoplanctonique du carbone organique excrété nous permet de suggérer un lien de causalité entre les deux paramètres et de proposer une équation pour estimer le COE à partir de la PPT. La relation entre les valeurs mesurées a été préférée aux valeurs tenant compte de la respiration bactérienne car ces valeurs sont plus proches de celle mesurées sur le terrain.

$$\text{COE } (\mu\text{g C/l/h}) = 0,0461 \text{ PPT } (\mu\text{g C/l/h})$$

A partir de cette relation, nous avons recalculé les valeurs de carbone organique excrété (COE) à partir de la production primaire totale (PPT) pour les mesures effectuées à la Plante en 1996. Ces valeurs ont été comparées aux estimations de la demande en carbone des bactéries pour le même site et la même année. Les résultats obtenus montrent que le carbone excrété est insuffisant pour satisfaire la demande en carbone des bactéries (DCB), laissant entrevoir l'importance potentielle de la lyse cellulaire voire du "sloppy feeding".

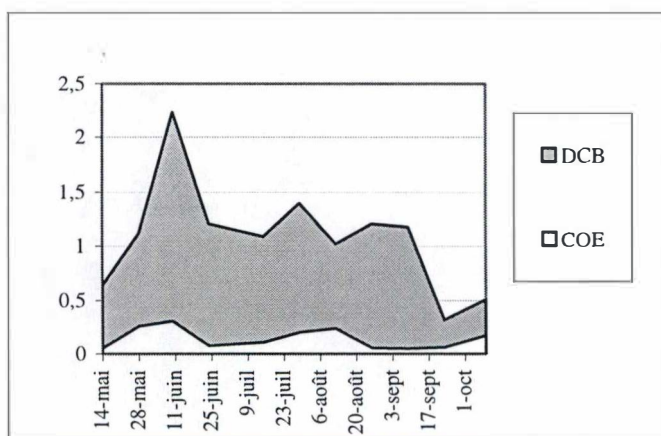


Figure 43. Evolution de la demande en carbone des bactéries (DCB) et du carbone organique excrété (COE) par le phytoplancton pour l'année 1996 à La Plante. Les deux paramètres sont exprimés en $\text{gC m}^{-2} \text{j}^{-1}$.

IV. CONCLUSIONS GENERALES

Au cours de ce travail, nous avons réalisé un suivi du phytoplancton et de la production bactérienne dans la haute Meuse belge, au site de Tailfer, avec pour objectif principal d'étudier l'excrétion de carbone organique par le phytoplancton et son utilisation par les bactéries hétérotrophes. Cette étude trouve sa justification dans le fait que, bien qu'on ait depuis longtemps démontré qu'il existe un couplage entre production algale et production bactérienne dans ce secteur de la Meuse, on n'a jamais examiné en détail les processus par lesquels le carbone organique phytoplanctonique devient disponible pour les bactéries. A priori, ces processus sont l'excrétion, la lyse des cellules algales ou le « sloppy feeding » lors du broutage des algues par le zooplancton. Un intérêt supplémentaire du travail réside dans le fait qu'il s'insère dans une recherche interuniversitaire visant à évaluer l'importance de la « boucle microbienne » dans la Meuse. La boucle microbienne consiste dans le recyclage de carbone organique dissous vers la chaîne trophique, via la consommation de bactéries hétérotrophes par des protistes planctoniques (protozooplancton). La première étape de cette boucle est précisément l'assimilation par les bactéries de carbone organique dissous « libéré » par le phytoplancton, et notre travail vise à évaluer la contribution de l'excrétion à cette libération.

Dans une première étape, nous avons appliqué et adapté une technique de mesure de l'excrétion phytoplanctonique et de sa réassimilation par les bactéries, développée en milieu lacustre. Cette technique est basée sur une incubation au bicarbonate - ^{14}C de plusieurs heures, suivie par des filtrations différentielles, couplée à une incubation à la thymidine tritiée. Globalement, cette méthode a donné satisfaction et a abouti à des résultats cohérents, même si certaines étapes restent délicates. Une amélioration possible serait de neutraliser les filtres acidifiées avec du NaOH afin de limiter les phénomènes de "quenching" du liquide scintillant qui peuvent se produire si l'acide ne s'est pas complètement évaporé.

La technique a ensuite été utilisée au cours d'un suivi des biomasses et productions planctoniques en Meuse, au printemps et au début de l'été 2000. Après une brève comparaison des résultats obtenus par rapport aux années antérieures, nous avons examiné les relations entre différentes variables. Nous avons pu ainsi confirmer la forte corrélation qui existe entre la production primaire planctonique et la production bactérienne dans la haute-Meuse belge, et vérifier ainsi la conclusion d'études antérieures, qui démontrent que la dynamique des bactéries hétérotrophes est directement dépendante de la production de carbone phytoplanctonique. Un résultat complémentaire est la mise en évidence d'une forte contribution des bactéries « fixées », c'est-à-dire associées à des particules en suspension (dont fait partie le phytoplancton).

D'après nos résultats, le carbone organique excrété par le phytoplancton est en majeure partie réassimilé par les bactéries hétérotrophes (59 à 87 % du COE). D'autre part, nous avons pu déterminer une corrélation fortement significative entre le flux de carbone organique excrété par le phytoplancton et la production primaire totale, ce qui montre bien que le phénomène d'excrétion est étroitement lié au métabolisme photosynthétique des algues planctoniques. De cette relation, nous avons pu établir que le taux d'excrétion journalier représente en moyenne 4.6 % de la production primaire brute journalière, ce qui nous a permis de recalculer la contribution de l'excrétion à la demande en carbone des bactéries hétérotrophes, pour des données antérieures suffisamment précises. Cette approche simplifiée démontre que le carbone dissous excrété par les algues n'est pas la source majeure de carbone dissous d'origine phytoplanctonique. Il est donc probable que la lyse des cellules algales, et peut-être le « sloppy feeding », soient les sources majeures de ce carbone phytoplanctonique

Conclusions générales

assimilé par les bactéries. L'hypothèse de l'importance relative de la lyse algale peut être avancée, au vu des fluctuations du CODB (carbone organique dissous biodégradable). Cette hypothèse pourrait être vérifiée dans des études ultérieures.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

- Amblard, C., Carrias, J. -F., Bourdier, G. & Maurin, N. (1995) The microbial loop in a humic lake: seasonal and vertical variations in the structure of the different communities. *Hydrobiol.* **300/301**: 71-84.
- Anesio, A. M., Mans, C., Denward, T., Transvik, L. J. & Granéli, W. (1999) Decreased bacterial growth on vascular plant detritus due to photochemical modification. *Aquat. Microb. Ecol.* **17**: 159-165.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer, L.A. & Thingstad, F. (1983) The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257-263.
- Baines, S. B. & Pace, M. L. (1991) the production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: patterns across marine and freshwater systems. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 1078-1090.
- Barillier, A. & Garnier, J. (1983) Bacterial growth and oxygen consumption in a river water batch cultures (River Seine): influence of temperature and substrates concentration on the growth yield. *Appl. Environ. Microbiol.*
- Billen, G., Garnier, J. & Hanset, P. (1994) Modelling phytoplankton development in whole drainage networks: the RIVERSTRAHLER model applied to the Seine river system. *Hydrobiol.* **298**: 119-137.
- Billen, G., Servais, P. & Becquevort, S. (1990) Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control? *Hydrobiol.* **207**: 37-42.
- Bjørnsen, P. K. (1988) Phytoplankton exudation of organic matter: why do healthy cells do it? *Limnol. Oceanogr.* **33**: 151-154.
- Bratbak, G. & Thingstad, T. F. (1985) Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **25**: 23-30.
- Bratbak, G., Heldal, M., Norland, S. & Thingstad, T. F. (1990) Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Appl. Environ. Microbiol.* **56** : 1400-1405.
- Bratbak, G., Jacobsen, A. & Heldal, M. (1998) Viral lysis of *Phaeocystis pouchetii* and bacterial secondary production. *Aquat. Microb. Ecol.* **16**: 11-16.
- Brussard, C. P. D., Kempers, R.S., Kop, A. J., Riegman, R. & Heldal, M. (1996) Virus-like particles in a summer bloom of *Emiliana huxleyi* in the North Sea. *Aquat. Microb. Ecol.* **10**: 105-113.
- Caron, D. A. (1983) Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Appl. Environ. Microbiol.* **46**: 491-498.
- Carrias, J. F., Amblard, C. & Bourdier, G. (1996) Protistan bacterivory in an oligomesotrophic lake: importance of attached ciliates and flagellates. *Microb. Ecol.* **31**: 249-268.

Références bibliographiques

- Chróst, R. J. & Faust, M. A. (1983) Organic carbon release by phytoplankton: its composition and utilization by bacterioplankton. *J. Plankton Res.* **5**: 477-493.
- Chróst, R. J. (1983) Plankton photosynthesis, extracellular release, and bacterial utilization of released dissolved organic carbon (RDOC) in lakes of different trophy. *Acta Microbiol. Polon.* **32**: 275-287.
- Coffin, R. B. & Sharp, J. H. (1987) Microbial trophodynamics in the Delaware estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **41**: 253-266.
- Cole, J. J., Findlay, S. & Pace, M. L. (1988) Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **43**: 1-10.
- Cole, J. J., Likens, G.E. & Strayer, D. L. (1982) Photosynthetically produced dissolved organic carbon: an important carbon source for planktonic bacteria. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 1080-1090.
- Coveney, M. F. & Wetzel, R. G. (1989) Bacterial metabolism of algal extracellular carbon. *Hydrobiol.* **173**: 141-149.
- Coveney, M. F. (1982) Bacterial uptake of photosynthetic carbon from freshwater phytoplankton. *Oikos* **38**: 8-20.
- Decho, A.W. & Lopez, G.R. (1993) Exopolymer microenvironments of microbial flora: multiple and interactive effects on trophic relationships. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 1633-1645.
- Descy, J. -P. & Gosselain, V. (1994) Development and ecological importance of phytoplankton in a large lowland river (river Meuse Belgium). *Hydrobiol.* **289**: 139-155
- Descy, J. -P. (1987) Phytoplankton composition and dynamics in the river Meuse (Belgium). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **78**: 225-245.
- Descy, J. -P., Gosselain, V. & Evrard, F. (1994) Respiration and photosynthesis of river phytoplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **25**: 1555-1560.
- Descy, J. -P., Servais, P., Smits, J.S., Billen, G. & Everbecq, E (1987) Phytoplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Wat. Res.* **21**: 1557-1566.
- Dolan, J. R. & Gallegos, C. L. (1991) Trophic couplings of rotifers, microflagellates and bacteria during fall months in the Rhode River Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **77**: 147-156.
- Ducklow, H. W., Purdie, D. A. & Williams, P. J. LeB. (1986) Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* **232**: 865-867.
- Feuillade, M., Dufour, P. & Feuillade, J. (1988) Organic carbon release by phytoplankton and bacterial reassimilation. *Schweiz. Z. Hydrol.* **50**: 115-135.
- Fogg, G. E. (1983) The ecological significance of extracellular products of phytoplankton photosynthesis. *Botanica mar.* **26**: 3-14.

Références bibliographiques

- Garnier, J. & Benest, D. (1990) Seasonal coupling between phyto- and bacterioplankton in a sand-pit lake (Créteil Lake, France) *in* Fluxes between trophic level and through the water-sediment interface. Bonin, D. J. & Golterman, H. L. *Hydrobiol.* **275/276**: 97-114.
- Garnier, J. & Lavandier, P. (1995) Le cycle du carbone - *in* Pourriot, R. & Meybeck, M. (1995) Limnologie générale, Masson, Paris, 688-704.
- Gosselain, V. (1998) Phytoplancton de la Meuse et de la Moselle et impact du broutage par le zooplancton. Thèse de doctorat, Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix, 459p.
- Gosselain, V., Descy, J. -P. & Everbecq, E. (1994) The phytoplankton community of the river Meuse, Belgium: seasonal dynamics (year 1992) and the possible incidence of zooplankton grazing. *Hydrobiol.* **289**: 179-191.
- Gosselain, V., Viroux, L. & Descy, J. -P. (1998) Can a community of small-bodied grazers control phytoplankton in rivers ? *Freshwat. Biol.* **39**: 9-24.
- Granéli, W., Lindell, M., De Faria, B. M. & Esteves, F. A. (1998) Photoproduction of dissolved inorganic carbon in temperate and tropical lakes – dependence o wavelength band and dissolved organic carbon concentration. *Biogeochemistry* **43**: 175-195.
- Güde, H. (1988) Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of the Lake Constance. *Hydrobiol.* **159**: 63-73.
- Hellebust, J. A. (1965) Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **10**: 192- 206.
- Hessen, D. O. (1985) The relation between bacterial carbon and dissolved humic compounds in oligotrophic lakes. *FEMS Microbial. Ecol.* **31**: 215-223.
- Hoagland, K. D., Rosowski, J. R., Gretz, M. R. & Roemer, S. C. (1993) Diatom extracellular polymeric substances: function, fine structure, chemistry, and physiology. *J. Phycol.* **29**: 537-566.
- Horne, & Goldman, (1994) Limnology (Second edition), McGraw-Hill, New-York, 576p.
- Isao, K., Hara, S., Terauchi, K. & Kogure, K. (1990) Role of submicrometre particles in the ocean. *Nature.* **345**: 242-244.
- Jensen, L. M. (1983) Phytoplankton release of extracellular organic carbon, molecular weight composition, and bacterial assimilation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **11**: 39-48.
- Jürgens, K. (1994) Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs – A review. *Mar. Microb. Food Webs* **8**: 295-324.
- Jürgens, K., Skibbe, O. & Jeppesen, E. (1999) Impact of metazooplankton on the composition and population dynamics of planktonic ciliates in a shallow, hypertrophic lake. *Aquat. Microb. Ecol.* **17**: 61-75.
- Köhler, J. (1997) Measurement of in situ growth rates of phytoplankton under conditions of simulated turbulence. *J. Plankton Res.* **19**: 849-862.

Références bibliographiques

- Lair, N., Reyes-Marchant, P. & Jacquet, V. (1998) Phytoplankton, ciliate, and rotifer development at two stations in the middle Loire (France) during a period of low water flow. *Annls Limnol.* **34**: 35-48.
- Lampert, W. & Sommer, U. (1997) Limnoecology: The Ecology of lakes and streams, Oxford University Press, New-York, 382 p.
- Lampert, W. (1978) Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 831-834.
- Lancelot, C. (1983) Factors affecting phytoplankton extracellular release in the Southern Bight of the North Sea. *Sea Mar. Ecol. Prog. Ser.* **12**: 179-186.
- Lancelot, C. (1984) Extracellular release of small and large molecules by phytoplankton in the southern bight of the North Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **18**: 65-77.
- Larsson, U. & Hagström, A. (1979) Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Mar. Biol.* **52**: 199-206.
- Lavandier, P. (1990) Dynamics of bacterioplankton in a mesotrophic French reservoir (Pareloup). *Hydrobiol.* **207**: 79-86.
- Leakey, R. J. G., Burkill, P. H. & Sleigh, M. A. (1994) A comparison of fixatives for the estimation of abundance and biovolume of marine planktonic ciliate populations. *J. Plankton Res.* **16**: 375-389.
- Lignell, R. (1990) Excretion of organic carbon by phytoplankton: its relation to algal biomass, primary productivity and bacterial secondary productivity in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **68**: 85-99.
- Lindell, M., Granéli, W. & Transvik, L. J. (1995) Enhanced bacterial growth in response to photochemical transformation of dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 195-199.
- Lorenzen, C. J. (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments. Spectrometric equations. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 343-346.
- Mackey, D. J., Higgins, H.W., Mackey, M. D. & Holdsworth, D. (1998) Algal class abundances in the western equatorial Pacific: Estimation from HPLC measurements of chloroplast pigments using CHEMTAX. *Deep-Sea Res.* **45**: 1441-1468.
- Mackey, M. D., Mackey, D. J., Higgins, H.W., & Wright S. W. (1996) CHEMTAX – a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **144**: 265-283.
- Mague, T. H., Friberg, E., Hughes, D.J. & Morris, I. (1980) Extracellular release of carbon by marine phytoplankton: a physiological approach. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 262-279.
- Maranger, R. & Bird, D. F. (1995) Viral abundance in aquatic systems: a comparison between marine and fresh waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **121**: 217-226.

Références bibliographiques

- Marker, A. F. H., Nush, E. A., Rai, H. & Riemann, B. (1980) The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Erghen. Limnol.* **14**: 99-117.
- Maurin, N., Amblard, C. & Bourdier, G. (1997) Phytoplanktonic excretion and bacterial respiration in an oligomesotrophic lake: molecular weight fractionation. *J. Plankton Res.* **19**: 1045-1068.
- Menon, P., Becquevort, S., Billen, G. & Servais, P. (1996) Kinetics of flagellate grazing in the presence of two types of bacterial prey. *Aquatic Microbial ecology*, **31**: 89-101.
- Ooms-Wilms, A. L. (1997) Are bacteria an important food source for rotifers in eutrophic lakes? *J. Plankton Res.* **19**: 1125-1141.
- Pace, M. L., McManus, G. B., & Findlay, S. E. G. (1990) Planktonic community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 795-808.
- Pace, M.L. & Cole, J. J. (1996) Regulation of bacteria by resources and predation tested in whole-lake experiments. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 1448-1460.
- Pausz, C. & Herndl, G. J. (1999) Role of ultraviolet radiation on phytoplankton extracellular release and its subsequent utilization by marine bacterioplankton. *Aquat. Microb. Ecol.* **18**: 85-93.
- Péchar, L. (1987) The use of acetone: methanol mixture for extraction and spectrophotometric determination of chlorophyll *a* in phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Suppl* 78, 1, Algol Stud. 46, 588p.
- Petit, M. (1997) Dynamique de la communauté bactérioplanctonique d'un réservoir mésotrophe (Lac de Pareloup). Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Picard, V. & Lair, N. The influence of autotrophic and heterotrophic foods on the demography of *Daphnia longispina* under starved, semi-natural and enriched conditions. *Soumis à J. Plankton Res.*
- Pomeroy, L. R. & Wiebe, W. J. (1988) Energetics of microbial food web. *Hydrobiol.* **159**: 7-8.
- Porter, K. G. (1988) Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *Hydrobiol.* **159**: 89-97.
- Pourriot, R. & Meybeck, M. (1995) Limnologie générale, Masson, Paris, 956 p.
- Riemann, B. (1985) Potential importance of fish predation and zooplankton grazing on natural population of freshwater bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* **50**: 187-193.
- Rozsak, D. B. & Colwell, R. R. (1987) Survival strategies of bacteria in the natural environment. *Microbiol. Rev.* **51**: 365-379.

Références bibliographiques

- Sanders, P., Porter, K. G., Bennett, S. J. & De Biase, A. E. (1989) Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 673-687.
- Scavia, D. & Lair, G. A. (1987) Bacterioplankton in Lake Michigan: dynamics, controls, and significance to carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 1017-1033.
- Scully, N. M., McQueen, D. J. & Lean, D. R. S. (1996) Hydrogen peroxide formation: the interaction of ultraviolet radiation and dissolved carbon in lake waters along a 43-75°N gradient. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 540-548.
- Sell, A. F. & Overbeck, J. (1992) Exudates: phytoplankton-bacterioplankton interactions in Plußsee. *J. Plankton Res.* **14**: 1199-1215.
- Servais, P. & Billen, G. (1989) .
- Servais, P. & Billen, G. (1989) Impact of a nuclear power plant on primary production and bacterial heterotrophic activity in the River Meuse at Tihange (Belgium). *Arch. Hydrobiol.*, **114**: 415-429.
- Servais, P. (1987) Etude de la matière organique par les bactéries hétérotrophes en rivière. Développement d'une démarche méthodologique et application à la Meuse belge. Thèse de doctorat (première partie), Université Libre de Bruxelles, 156p.
- Servais, P. (1989) Bacterioplankton biomass and production in the river Meuse (Belgium). *Hydrobiol.* **174**: 99-110
- Servais, P. (1992) Bacterial production measured by ³H-thymidine and ³H-leucine incorporation in various aquatic ecosystems. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergen. Limnol.* **37**: 73-81
- Servais, P., Dufour, P., Caumette, P., Hirschler, A. & Matheron, R. (1995) L'activité bactérienne - in Pourriot, R. & Meybeck, M. (1995) Limnologie générale, Masson, Paris, 253-295.
- Servais, P., Gosselain, V., Joachim-Justo, C., Becquevort, S., Thomé, J. -P. & Descy, J. -P. (2000) Trophic relationships among planktonic organisms in the river Meuse (Belgium) : a carbon budget. *Arch. Hydrobiol., Sous presse*.
- Sharp, J. H. (1977) Excretion of organic matter by marine phytoplankton: do healthy cells do it? *Limnol. Oceanogr.* **22**: 381-399.
- Sherr, B. F., Sherr, E. B. & Hopkinson, C. S. (1988) Trophic interactions within the pelagic microbial communities: indications of feedback regulation of carbon flow. *Hydrobiol.* **159**: 19-26.
- Sherr, E. B., Sherr, B. F. & Albright, L. J. (1987) Bacteria: sink or link. *Nature* **235**: 88-89.
- Søndergaard, M., & Schierup, H. -H. (1982) Release of extracellular organic carbon during a diatom bloom in Lake Mossø: molecular weight fractionation. *Freshwat. Biol.* **12**: 313-320.
- Steele, J. H. (1974) Spatial heterogeneity and population stability. *Nature* **248**: 83.

Références bibliographiques

- Stone, L. (1990) Phytoplankton-bacteria-protozoa interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **64**: 131-138.
- Strayer, D. (1988) On the limits to secondary production. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 1217-1220.
- Sundh, I. & Bell, R. T. (1992) Extracellular dissolved organic carbon released from phytoplankton as a source of carbon for heterotrophic bacteria in lakes of different humic content. *Hydrobiol.* **229** : 93-106.
- Sundh, I. (1989) Characterization of phytoplankton extracellular products (PDOC) and their subsequent uptake by heterotrophic organisms in a mesotrophic forest lake. *J. Plankton Res.* **11**: 463-486.
- Sundh, I. (1992) Biochemical composition of dissolved organic carbon derived from phytoplankton and used by heterotrophic bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* **58**: 2938-2947.
- Thomas, D. N. & Lara, R. J. (1995) Photodegradation of algal dissolved organic carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **116**: 309-310.
- Transvik, L. J. & Kokalj, S. (1998) Decreased biodegradability of algal DOC due to interactive effects of UV radiation and humic matter. *Aquat. Microbiol. Ecol.* **14**: 301-307.
- Transvik, L. J. (1989) Bacterioplankton growth, grazing mortality and quantitative relationships to primary production in a humic and clear water lake. *J. Plankton Res.* **11**: 985-1000.
- Vaqué, D., Pace, M. L., Findlay, S. & Lints, D. (1992) Fate of bacterial production in a heterotrophic ecosystem: grazing by protists and metazoans in the Hudson Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **89**: 155-163.
- Viroux, L. (2000) Dynamique du métazooplancton en milieu fluvial. Thèse de doctorat, Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix, 309p.
- Vollenweider, R. A. (1965) Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implication regarding day rate estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **18** (suppl.): 425-457.
- Wetzel, R. G. (1983) Limnology (Second edition), Saunders College Publishing, 858 p.
- Wiebe, W. J. & Smith, D. F. (1977) Direct measurement of dissolved organic carbon release by phytoplankton and incorporation by microheterotrophs. *Mar. Biol.* **42**: 2113-223.
- Wieltschnig, C., Wihlidal, P., Ulbricht, T., Kirschner, A. K. T. & Velimorov, B. (1999) Low control of bacterial production by heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic backwater environment. *Aquat. Microb. Ecol.* **17**: 77-89.
- Williams, P. J. LeB. (1981) Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* **5**: 1-28.
- Wood, A.M. & Van Valen, L. M. (1990) Paradox lost? On the release of energy-rich compounds by phytoplankton. *Mar. Microb. Food Webs* **4**: 103-116.

Références bibliographiques

Wood, M., Rai, H., Garnier, J., Kairesalo, T., Gresens, S., Orive, E., & Ravail, B., (1992) Practical approaches to algal excretion. *Mar. Microbiol. Food Webs* **6**: 21-38.

Wright, S. W., Jeffrey, S. W., Mantoura, R. F. C., Repeta, D. & Welschmeyer, N. (1991) Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **177**: 183-196.

Wylie, J. L. & Currie, D.J. (1991) The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 708-728.

LEXIQUE

μ = croissance algale

B = biomasse algale

CBf = carbone organique excrété par les algues et assimilé par les bactéries fixées retenues sur le filtre 2 μ m

CBl = carbone organique excrété assimilé par les bactéries libres

CBR = énergie assimilée par les bactéries et utilisée dans les processus de respiration

Chl *a* = chlorophylle *a*

COD = carbone organique dissous

COD e = carbone organique excrété, non utilisé par les bactéries

COE = taux d'excrétion de carbone organique

COEm = taux d'excrétion de carbone organique mesuré

COP = carbone organique particulaire

CPI = carbone particulaire algal photoassimilé

HNF = heterotrophic nanoflagellates

I_k = seuil d'intensité lumineuse à la saturation de la photosynthèse

k = coefficient vertical d'atténuation de la lumière

MO = matière organique

MOD = matière organique dissoute

PAR = radiation photosynthétiquement active

PB = production bactérienne

PBJ = production brute journalière

PER = percent of extracellular release (pourcentage d'excrétion)

PERm = percent of extracellular release (pourcentage d'excrétion) mesuré

Pf = importance relative des bactéries fixées dans la production bactérienne totale

Pmax = capacité photosynthétique

PN = production nette

PPT = production primaire totale

PPTm = production primaire totale mesurée

R = respiration

ANNEXES

Date	Température (°C)	O ₂ (mg/l)	O ₂ (% sat.)	pH	k (m ⁻¹)	Alcalinité (mgC/l)	Si (mg/l)	NH ₄ ⁺ (µg N/l)	NO ₂ ⁻ (µg N/l)	NO ₃ ⁻ (mg N/l)	SRP (µg P/l)
16-mars	8,6	13,1	115	8,1	1,06	38,58	6,8	16,8	8,8	2,6	38,4
23-mars	8,7	15,1	133	8,42	0,91	40,08	5,3	16,8	4,3	1,7	30,6
29-mars	8,4	12,9	112	8,09	1,87	33,45	4,7	22,6	10,3	2,3	38,4
06-avr	9,1	12,7	113	8,15	1,11*	32,60	4,5	14,0	7,3	2,0	22,8
13-avr	10,1	12,3	112	8,58	1,59*	36,82	1,9	5,6	5,8	2,1	78,9
20-avr	10,4	13,7	125	8,41	1,72	35,00	3,1	16,8	5,8	2,2	15,1
27-avr	13,6	13,3	130	8,38	1,64	31,93	2,6	14,0	6,5	2,0	7,5
04-mai	14,7	12,2	123	8,15	1,67	35,18	1,0	22,6	7,3	2,3	7,5
11-mai	18	-	-	8,36	2,26	33,32	0,7	37,2	11,8	1,6	277,8
18-mai	19	-	-	8,45	2,47*	30,65	2,4	16,8	14,9	1,8	3,8
25-mai	15,7	-	-	8,45	2,39	36,75	2,9	11,2	11,0	2,0	30,6
30-mai	15,2	-	-	8,65	1,99	37,02	3,8	16,8	8,8	1,8	7,5
08-juin	15,2	-	-	8,31	1,84	38,02	4,4	14,0	11,8	2,5	26,7
15-juin	20,4	10,5	118	8,9	1,84	35,82	2,6	31,3	11,0	1,6	299,8
22-juin	22	10,1	117	8,18	2,51	35,13	1,8	34,2	13,4	1,4	7,5
29-juin	19,4	12,6	139	8,52	2,39	37,40	1,9	16,8	14,9	1,6	186,0
06-juil	20,1	10,5	117	7,98	2,96	30,27	3,5	96,4	21,4	0,9	22,8

Résultats des analyses physico-chimiques de la Meuse à Tailfer

(* = valeur calculée du k à partir de la Chl *a*)

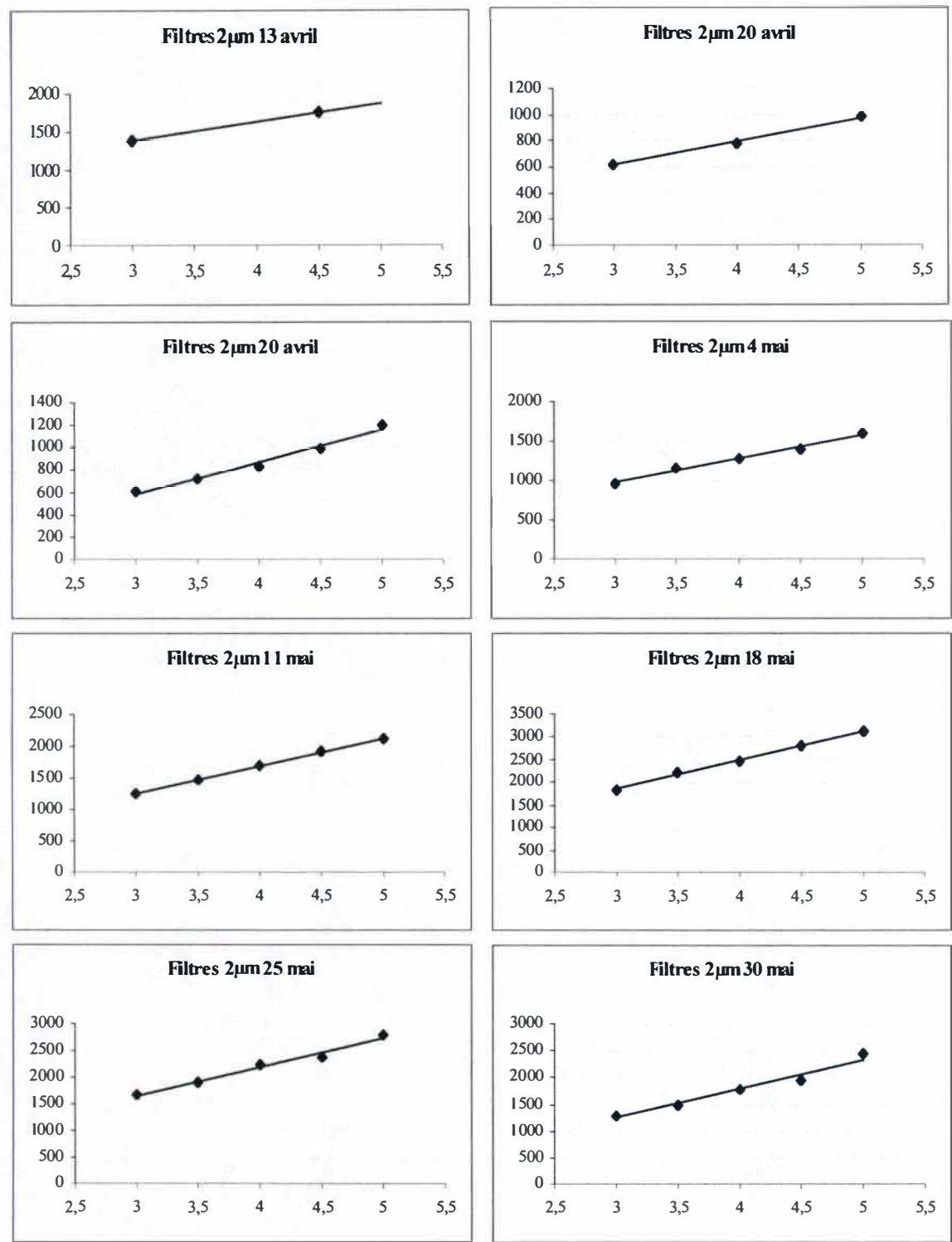
	Chl <i>a</i> Péchar (µg C/l)	Chl <i>a</i> tot HPLC (µg C/l)	Chl <i>a</i> <28 HPLC (µg C/l)	Chl <i>a</i> <10 HPLC (µg C/l)
16-mars	5,6	3,7	3,2	1,6
23-mars	12,6	10,2	8,8	5,0
29-mars	26,7	20,2	16,5	6,7
06-avr	24,7	22,3	20,2	14,3
13-avr	48,9	48,3	44,6	6,0
20-avr	40,2	34,3	25,2	13,2
27-avr	38,8	40,6	34,0	7,5
04-mai	58,5	54,2	56,5	6,1
11-mai	61,3	62,2	49,1	8,7
18-mai	95,0	95,8	55,4	5,9
25-mai	59,5	65,8	58,5	19,9
30-mai	62,8	69,7	55,3	12,5
08-juin	40,4	36,8	33,9	16,0
15-juin	59,7	62,0	45,1	18,4
22-juin	81,5	78,4	50,4	11,0
29-juin	79,8	71,4	68,5	18,4
06-juil	41,5	39,0	30,5	13,4

Valeurs de Chlorophylle *a* mesurées par la méthode de Péchar (1987) et mesurées par HPLC pour différentes classes de taille

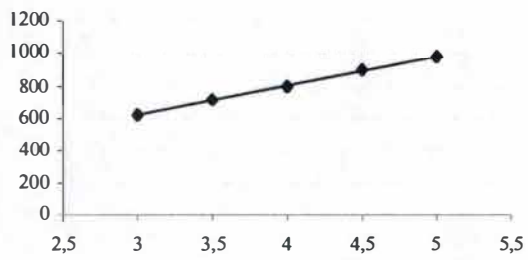
	P max (mgC/mgChl <i>a</i> /l/h)	Ik (μ E /cm ² /s)	PBJ (gC /m ² /j)	r (mgC/mgChl <i>a</i> /l/h)	R (gC /m ² /j)	PN (gC /m ² /j)	μ max (j ⁻¹)	P/R
13-avr	5,4	275,5	2,29	0,323	1,50	0,79	0,10	1,53
20-avr	3,9	212,5	2,12	0,250	0,82	1,29	0,23	2,57
27-avr	3,8	214,1	2,08	0,248	0,97	1,12	0,17	2,16
04-mai	3,6	212,8	2,58	0,239	1,25	1,33	0,15	2,07
11-mai	3,9	268,4	2,34	0,252	1,50	0,83	0,09	1,56
18-mai	5,1	397,2	2,80	0,309	2,84	-0,04		0,99
25-mai	4,4	272,1	2,35	0,277	1,75	0,61	0,06	1,35
30-mai	4,4	354,8	2,22	0,277	1,85	0,37	0,04	1,20
08-juin	4,9	417,2	2,70	0,298	1,06	1,65	0,26	2,56
15-juin	4,6	619,5	1,46	0,287	1,71	-0,25		0,86
22-juin	3,7	349,7	2,75	0,245	1,84	0,91	0,08	1,49
29-juin	10,5	644,7	5,41	0,555	3,80	1,61	0,14	1,42
06-juil	12609,6	1772813,2	2,61	580,115	2169,28	-2166,67		

Valeurs de production à Tailfer

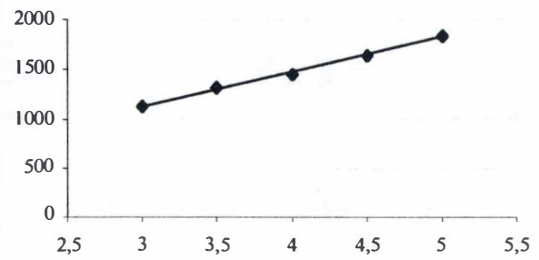
Evolution de l'assimilation de carbone ($\mu\text{g C/l}$) en fonction de la durée d'incubation



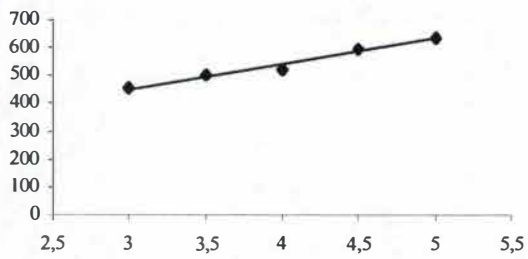
Filtres 2 μ m 8 juin



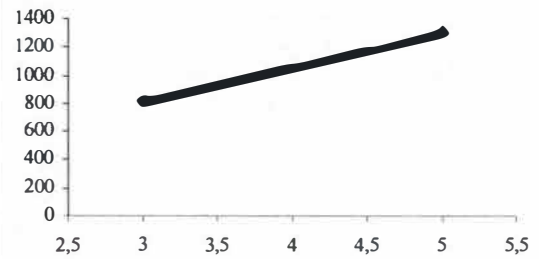
Filtres 2 μ m 15 juin



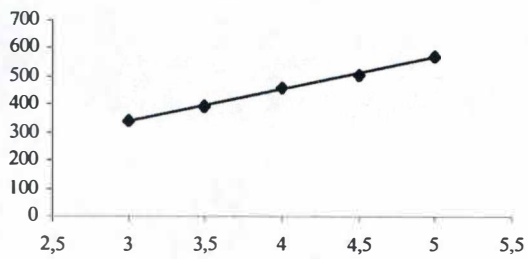
Filtres 2 μ m 22 juin



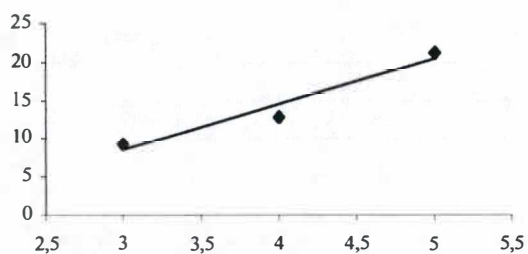
Filtres 2 μ m 29 juin



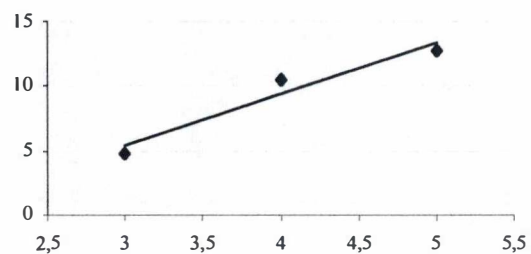
Filtres 2 μ m 6 juillet



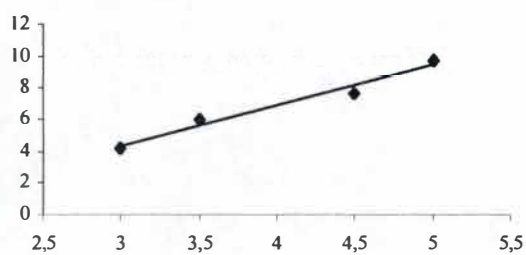
Filtres 0,2 μ m 13 avril



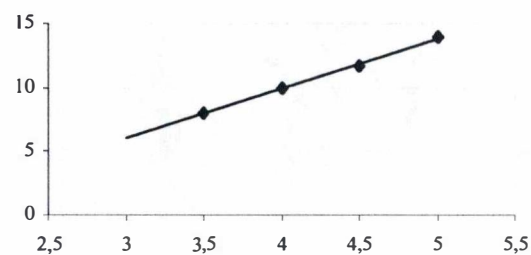
Filtres 0,2 μ m 20 avril



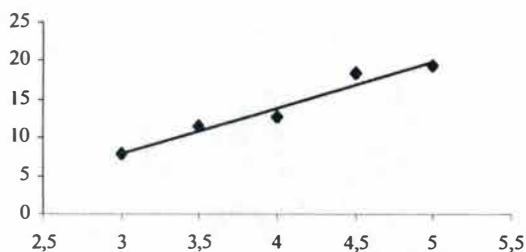
Filtres 0,2 μ m 27 avril



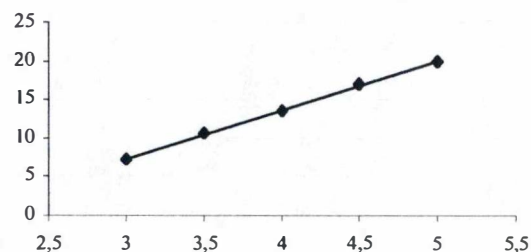
Filtres 0,2 μ m 4 mai



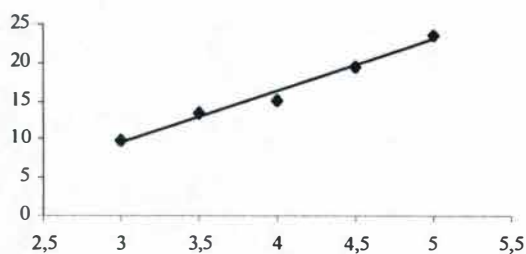
Filtres 0,2 μ m 11 mai



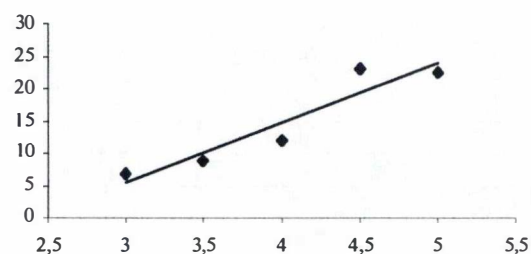
Filtres 0,2 μ m 18 mai



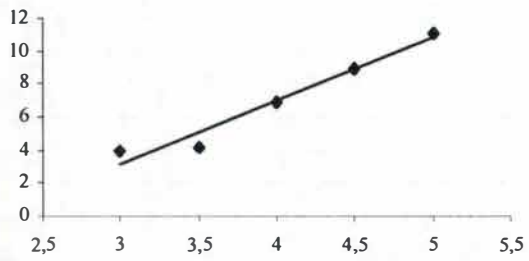
Filtres 0,2 μ m 25 mai



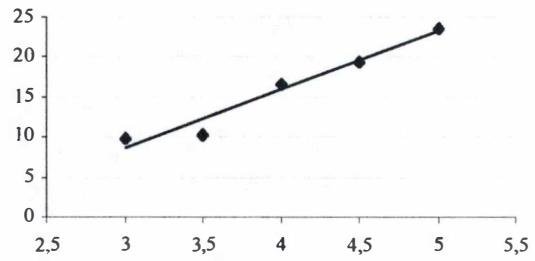
Filtres 0,2 μ m 30 mai



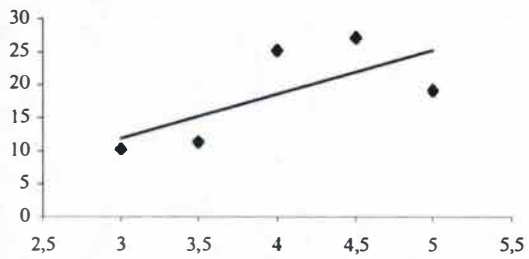
Filtres 0,2 μ m 8 juin



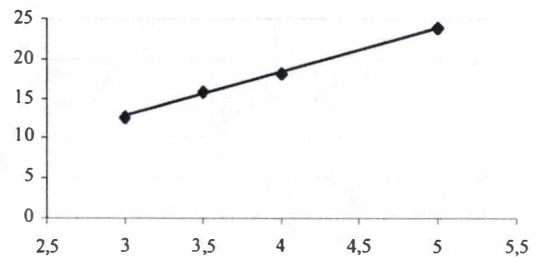
Filtres 0,2 μ m 15 juin



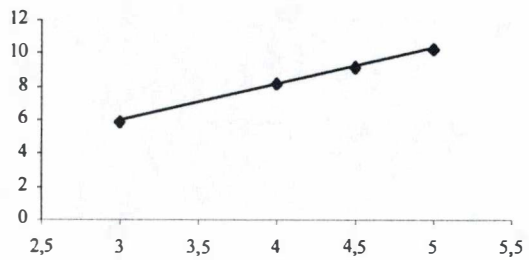
Filtres 0,2 μ m 22 juin



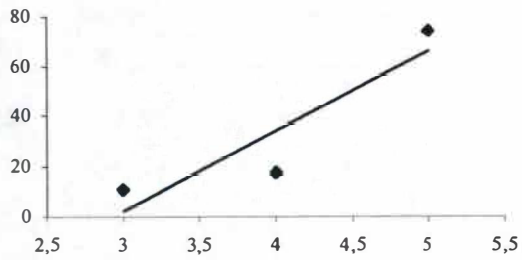
Filtres 0,2 μ m 29 juin



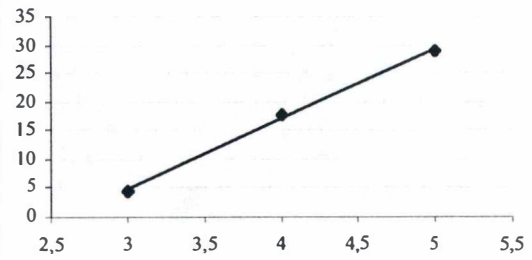
Filtres 0,2 μ m 6 juillet



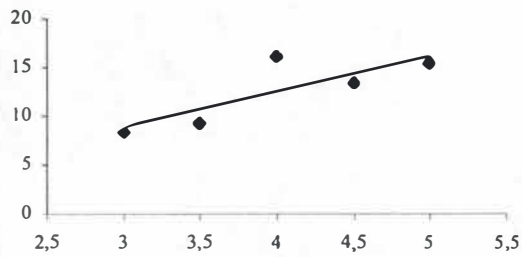
Filtrats finaux 13 avril



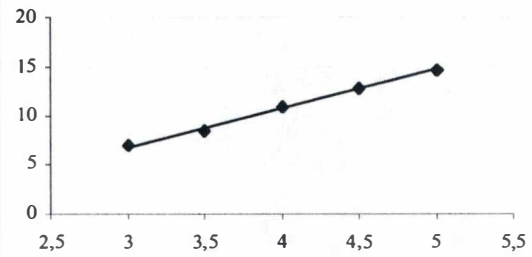
Filtrats finaux 20 avril



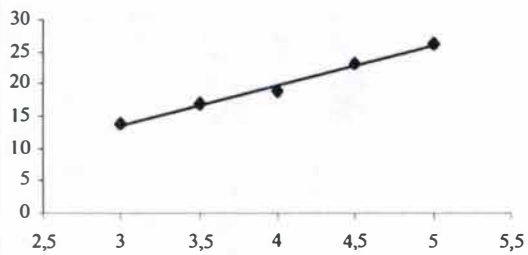
Filtrats finaux 27 avril



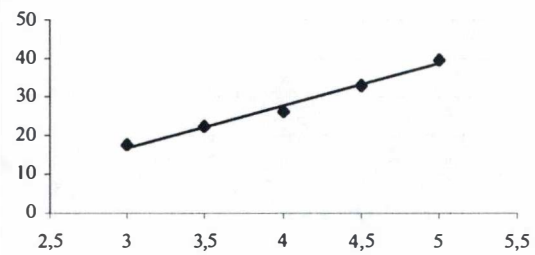
Filtrats finaux 4 mai



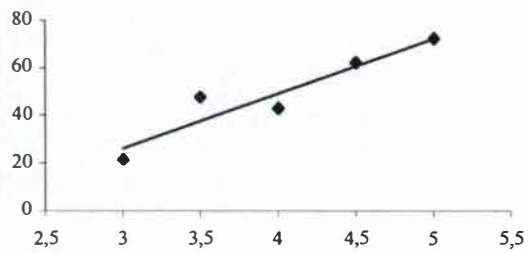
Filtrats finaux 11 mai



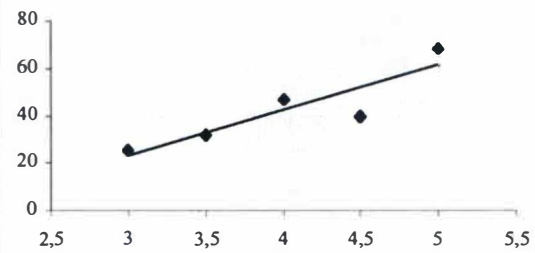
Filtrats finaux 18 mai



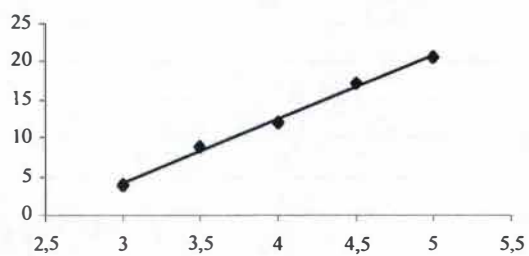
Filtrats finaux 25 mai



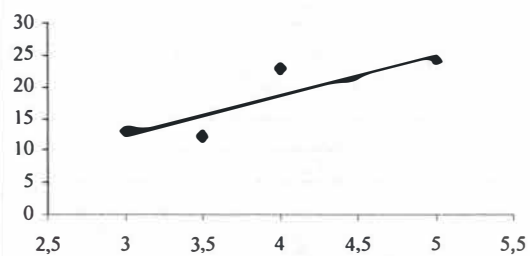
Filtrats finaux 30 mai



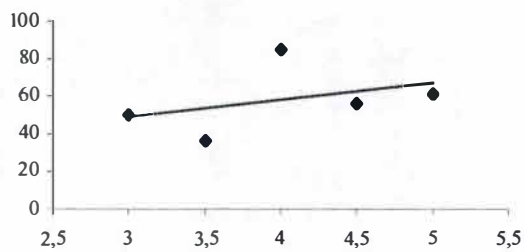
Filtrats finaux 8 juin



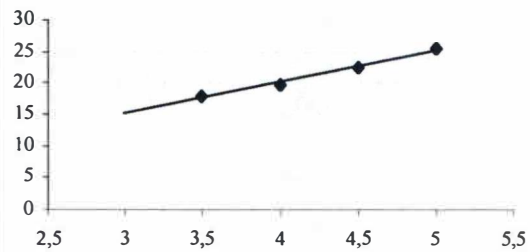
Filtrats finaux 15 juin



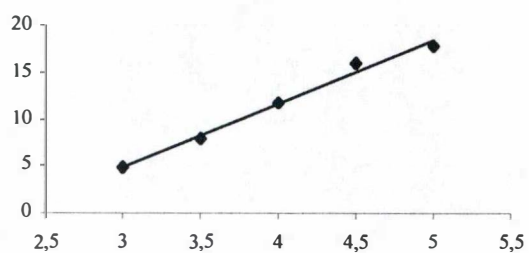
Filtrats finaux 22 juin



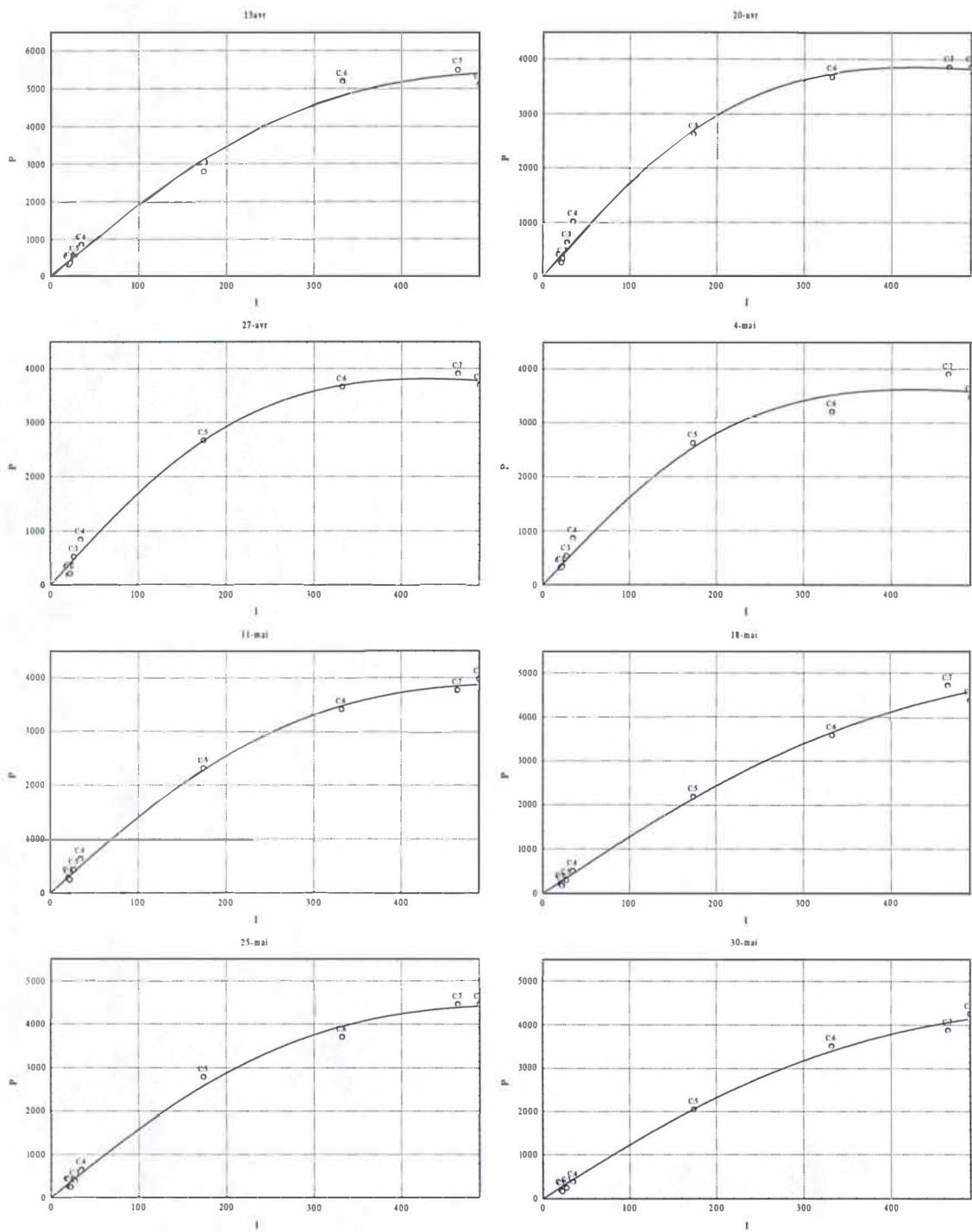
Filtrats finaux 29 juin



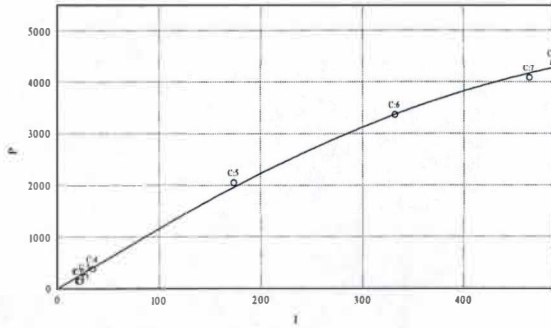
Filtrats finaux 6 juillet



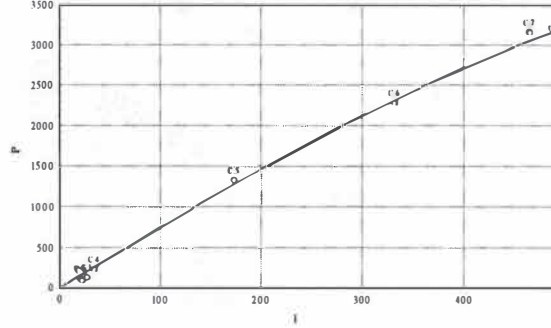
Relations photosynthèse – lumière (obtenues à l'aide de la formule de Vollenweider (1965) simplifiée)



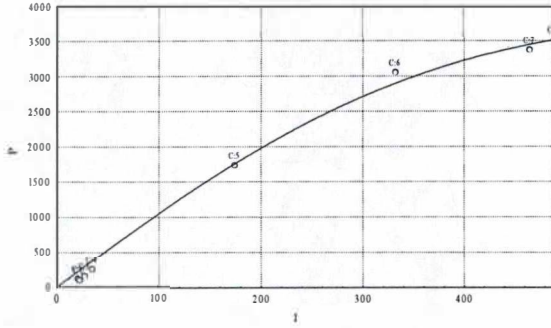
8-juin



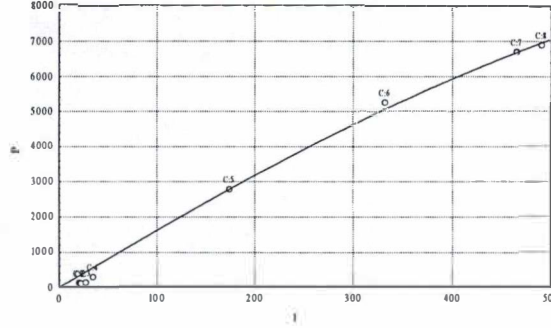
15-juin



22-juin



29-juin



6-juil

